

IMPERIAL BUREAU
OF
AGRICULTURAL PARASITOLOGY

Zoologischer Anzeiger

9. Supplementband

Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft E. V.

auf der
38. Jahresversammlung in Freiburg (Br.)
vom 4. bis 6. Juli 1936

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von

Prof. Dr. C. APSTEIN

Schriftführer der Gesellschaft

Mit 134 Abbildungen im Text



Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig / 1936

Ausgegeben im November 1936

Printed in Germany

Verh. Dtsch. Zool. Ges. 38
Zool. Anz. Suppl. 9

Zoologischer Anzeiger

Gegründet von
VICTOR CARUS

Fortgeführt von
EUGEN KORSCHELT

Herausgegeben von
BERTHOLD KLATT

Professor an der Universität Hamburg

Zugleich
Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

9. Supplementband



Verhandlungen
der
Deutschen
Zoologischen Gesellschaft E. V.

auf der
38. Jahresversammlung in Freiburg (Br.)
vom 4. bis 6. Juli 1936

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von

Prof. Dr. C. APSTEIN
Schriftführer der Gesellschaft

Mit 155 Abbildungen im Text



Copyright 1936 by Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig
Printed in Germany / Druck von Paul Dünnhaupt, Köthen (Anhalt)

38. Jahresversammlung in Freiburg (Br.)

vom 4.—6. Juli 1936.

1. Anwesende.

Vorstand: Prof. Dr. W. J. SCHMIDT (Gießen), Prof. Dr. A. HASE (Berlin-Dahlem), Prof. Dr. A. KÜHN (Göttingen), Prof. Dr. C. APSTEIN (Berlin) Schriftführer.

Mitglieder: Dr. W. AHRENS (Jena), Dr. W. E. ANKEL (Gießen), Dr. H. J. AUTRUM (Berlin), Prof. Dr. F. BALTZER (Bern), Frl. Dr. R. BEUTLER (München), Dr. C. R. BOETTGER (Berlin), Prof. Dr. BRANDES (Dresden), Dr. H. BREIDER (Müncheberg), Frl. Dr. G. BRUNNER (München), Prof. Dr. v. BUDDENBROCK (Halle-S.), Dr. E. DIEBSCHLAG (Marburg-L.), Frl. Dr. H. DIETZEL (Köln), Prof. Dr. R. DOHRN (Neapel), Dr. B. EGGERT (Tübingen), Dr. H. J. ELSTER (Langenargen), Prof. Dr. H. ERHARD (Freiburg, Schweiz), Prof. Dr. H. J. FEUERBORN (Freiburg i. Br.), Dr. W. FISCHEL (Münster), Prof. Dr. F. C. FISCHER (Freiburg i. Br.), Dr. G. FRANZ (München), Dr. H. FRIEDRICH-FREKSA (Tübingen), Prof. Dr. K. v. FRISCH (München), Prof. Dr. B. GEINITZ (Freiburg i. Br.), Dr. G. GOTTSCHEWSKI (Berlin-Dahlem), Dr. H. GRAUPNER (München), Prof. Dr. K. GUENTHER (Freiburg i. Br.), Dr. E. HADORN (Bern), Prof. Dr. O. HARNISCH (Köln), Dr. R. HEBERDEY (Graz), Dr. K. HENKE (Berlin-Dahlem), Dr. W. HERRE (Halle-S.), Prof. Dr. K. HERTER (Berlin), Dr. W. JACOBS (München), Prof. Dr. G. JUST (Greifswald), Dr. E. KESSEL (Gießen), Dr. A. KIESSELBACH (Greifswald), Prof. Dr. B. KLATT (Hamburg), Dr. A. KOCH (Breslau), Prof. Dr. O. KOEHLER (Königsberg), Dr. W. KÖHLER (Zürich), Prof. Dr. P. KRÜGER (Heidelberg), Dr. W. KUHL (Frankfurt a. M.), Prof. Dr. O. KUHN (Köln), Dr. F. E. LEHMANN (Bern), Dr. W. LUDWIG (Halle-S.), Dr. W. LUTHER (Erlangen), S. MAHDIHASSAN (Gießen), Prof. Dr. O. MANGOLD (Erlangen), Prof. Dr. O. MATTES (Marburg-L.), Dr. B. MAYER (Freiburg i. Br.), Prof. Dr. H. NACHTSHEIM (Berlin-Dahlem), Prof. Dr. A. PORTMANN (Basel), Prof. Dr. M. RAUTHER (Stuttgart), Prof. Dr. E. REISINGER (Köln), Dr. E. RIES (Leipzig), Dr. E. ROTMANN (Freiburg i. Br.),

Dr. E. v. SAALFELD (München), Dr. E. SCHARRER (Frankfurt a. M.), Prof. Dr. W. SCHLEIP (Würzburg), Dr. M. SCHNETTER (Erlangen), Prof. Dr. F. SEIDEL (Königsberg), Prof. Dr. J. SEILER (Zürich), Prof. Dr. J. SPEK (Heidelberg), Geh. Rat Prof. Dr. H. SPEMANN (Freiburg i. Br.), Dr. G. STEINER (Karlsruhe), Prof. Dr. H. A. STOLTE (Tübingen), Geh. Rat Prof. Dr. ZUR STRASSEN (Kronberg), Dr. O. STREBEL (Zweibrücken), Prof. Dr. F. SÜFFERT (Berlin-Dahlem), Dr. H. ULRICH (Zürich), Prof. Dr. W. VOGT (München), Dr. R. WEIGMANN (Göttingen), Prof. Dr. R. WETZEL (Berlin), Dr. F. WEYER (Hamburg), Dr. Th. WOHLFAHRT (München), Prof. Dr. W. WUNDER (Breslau), zusammen 80 Mitglieder.

Gäste: Frau ANKEL (Gießen), Prof. BAKER (—), Frl. cand. BESSERER (Stuttgart), Frl. E. BLUM (Freiburg i. Br.), Frau BOVERI (—), Frau v. BUDDENBROCK (Halle-S.), Dr. DITTUS (Tübingen), Frau DOHRN (Neapel), Frl. DOHRN (Neapel), EAKIN (Freiburg i. Br.), Frau EAKIN (Freiburg i. Br.), Cand. EGER (Göttingen), Dr. EINSELE (Langenargen), Frau EINSELE (Langenargen), Stud. ENGLÄNDER (München), Frau ERHARD (Freiburg, Schweiz), Stud. S. FERHAT (München), Frau FEUERBORN (Freiburg i. Br.), Cand. v. FINCK (Göttingen), Frau GEINITZ (Freiburg i. Br.), Frau HARNISCH (Köln), Dr. HARTWIG (Freiburg i. Br.), Frau HERTER (Berlin), Dr. JAMADA (München), Frau JAMADA (München), Frl. cand. KELLER (Freiburg i. Br.), Frau KIESSELBACH (Greifswald), Frau KOCH (Breslau), Frl. KRIEBEL (Erlangen), Frau KUHL (Frankfurt a. M.), Frau KUHN (Köln), Frau LEHMANN (Bern), Frau LUDWIG (Halle-S.), Prof. NEWMAN (Freiburg i. Br.), Dr. NICKOLAS (New Haven), Dipl. NÜESCH (Zürich), Dr. NÜMANN (Langenargen), Dr. PAGAST (München), Dr. PLAGGE (Göttingen), Studienrat PLATZ (Freiburg i. Br.), PORTIG, Akad. Verlagsges. (Leipzig), Dr. v. RHEIN (Geisenheim), Dr. RIEDER (Freiburg, Schweiz), Frau v. SAALFELD (München), Frau Dr. SCHARRER (Frankfurt a. M.), Dr. SCHWARTZ (Göttingen), Frau SCHWARTZ (Göttingen), Frau SEIDEL (Königsberg), Frau SEILER (Zürich), Frau SPEMANN (Freiburg i. Br.), A. SPRINGER (Karlsruhe), Cand. STAUDEMAYER (München), Dr. STEINMETZ (Berlin), Frau STOLTE (Tübingen), Dr. STRASBURGER (Berlin-Buch), Cand. ULMANN (Hamburg), Stud. VELBINGER (München), Dr. VÖLKER (Heidelberg), Cand. WAGNER (Göttingen), Dr. v. WOELLWARTH (Freiburg i. Br.), zusammen 60 Gäste.

2. Tagesordnung.

Zugleich eine Übersicht über den Verlauf der 38. Jahresversammlung in Freiburg.

Freitag, den 3. Juli:

20.30 Uhr: Empfangsabend im Zähringer Hof, Bahnhofstraße 2, mit Begrüßungen durch Herrn Geh. Rat Prof. SPEMANN, Herrn Bürgermeister Dr. HOFNER, S. Magnifizenz den Rektor Herrn Prof. METZ. Antwort durch Herrn Prof. Dr. W. J. SCHMIDT, Vorsitzenden der Gesellschaft.

Sonnabend, den 4. Juli:

7.30 Uhr: Besuch des Münsterplatzes mit Wochenmarkt und Besteigung des MünsterTurmes (Fahrstuhl oder Treppe). Treffpunkt in der Vorhalle des Münsters.

9-13 Uhr: 1. Sitzung im Hörsaal des Zoologischen Instituts, Katharinenstraße 20.

Ansprachen des Vorsitzenden Herrn Prof. Dr. W. J. SCHMIDT und Herrn Geh. Rat Prof. Dr. SPEMANN (Nr. 3).

Bericht des Schriftführers (Nr. 4).

1. Referat: Prof. F. SEIDEL (Königsberg): Entwicklungsphysiologie des Insektenkeimes.

Vorträge: O. MANGOLD, W. LUTHER, M. SCHNETTER, E. ROTMANN, E. HADORN, G. GOTTSCHEWSKI.

15-17 Uhr: 2. Sitzung, ebenda.

Vorträge: H. BREIDER, R. HEBERDEY, H. J. AUTRUM, TH. WOHLFAHRT, Frl. R. BEUTLER.

Vorweisungen: R. WEIGMANN, G. GOTTSCHEWSKI.

16 Uhr: Treffpunkt der Damen an der Endstation der Straßenbahn (grüne Linie) in Günterstal. Spaziergang auf dem schattigen Waldweg zum Restaurant Kyburg; dort Kaffee-trinken.

17.30-19 Uhr: Besichtigung des Museums für Naturkunde, Gerberau 23, unter Führung von Prof. GUENTHER und Dr. SCHÜTZ, oder der Städt. Kunstsammlungen im Augustiner-Museum (einzigartige Sammlung mittelalterlicher Glasmalerei); freier Eintritt mit Führung.

ab 19.30 Uhr: Abendessen und Zusammensein in verschiedenen kleinen Weinstuben. Weinstube Zähringer Hof (Nähe Hauptbahnhof), Weinstube zum Falken (Rathausgasse), Weinstube Rössle (Herrenstraße), Weinstube zum Rappen (Münsterplatz), Heiliggeiststüble (beim Rathaus).

Sonntag, den 5. Juli:

9-13 Uhr: 3. Sitzung im Hörsaal des Zoologischen Instituts.
Geschäftliches: Die nächstjährige Versammlung. Bericht über »Tierreich« und Zoologischen Bericht und Wahl des Ausschusses für letzten.

2. Referat: Dr. W. LUDWIG (Halle a. d. S.): Bestimmung und Vererbung der Asymmetriiform (Rechts-Links-Problem).
Vorträge: C. R. BOETTGER, J. SEILER, G. FRANZ, E. DIEBSCHLAG, G. JUST, F. WEYER.

14.30-18 Uhr: 4. Sitzung ebenda (mit Unterbrechung).

Vorträge: H. ULRICH, H. J. ELSTER, W. AHRENS, W. E. ANKEL, O. MATTES.

Parallelsitzung: Filme im Pharmakologischen Institut.

O. KOEHLER, W. KUHL, GAUGER-E. SCHWARZ von der Reichsstelle für Unterrichtsfilm, Hochschulabteilung.

Lichtbildaufnahme der Mitglieder und Gäste im Garten des Zoologischen Instituts.

18 Uhr: Fahrt auf den Schauinsland mit Kraftwagen und Schwebebahn. Gemeinsames Abendessen im Berghotel. Rückkehr gegen 23 Uhr. Teilnehmerzahl ca. 109.

Montag, den 6. Juli:

9-12.30 Uhr: 5. (Schluß-)Sitzung im Hörsaal des Zoologischen Instituts.

Geschäftliches: Prof. KÜHN: Bericht wegen Sonderdrucke.

Vorträge: R. WETZEL, W. HERRE, E. SCHARRER, W. WUNDER, E. RIES, A. KOCH, W. FISCHEL, E. v. SAALFELD, W. J. SCHMIDT.

Vorweisungen: G. GOTTSCHEWSKI, W. LUDWIG (im Anschluß an sein Referat).

Ausstellungen während der Versammlung der Firmen LEITZ, SEIBERT, ZEISS.

12.30 Uhr: Schlußwort des Vorsitzenden.

9.30-10.30 Uhr: Für die Damen Besichtigung des Münsters unter Führung. Treffpunkt in der Vorhalle des Münsters.

13 Uhr: Gemeinsames Mittagessen im Freiburger Hof (Belfortstraße). Teilnehmerzahl ca. 100.

14.30 Uhr: Abfahrt zum Ausflug in den Kaiserstuhl mit Kraftwagen von dort. Fahrt über Gottenheim zum Paß Vogelsang. Wanderung in einzelnen Gruppen über Neunlinden nach Bickensohl (1 $\frac{1}{2}$ Wegstunden). Besichtigung der größten Genossenschaftskellerei des Kaiserstuhls. Weiterfahrt nach

Breisach (Ankunft gegen 19 Uhr, dort Anschluß nach Freiburg i. Br. und die Nachtfernzüge für solche, die am selben Tage noch abfahren müssen). Besichtigung des Münsters mit Führung. Abendessen im Salmen. Weiterfahrt nach Freiburg i. Br. Ankunft dort gegen 22 Uhr. Teilnehmerzahl ca. 91.

Dienstag, den 7. Juli:

8 Uhr: Abfahrt mit Kraftwagen durchs Höllental, Donaueschingen, Hegau zum Bodensee (Untersee, Insel Reichenau, dort Mittagessen). Weiterfahrt über Konstanz, Staad, dort Übersetzen nach Meersburg. Weiterfahrt Friedrichshafen, Langenargen (Übernachtung).

Mittwoch, den 8. Juli:

Besichtigung des Instituts für Seenforschung Langenargen (Dr. H. J. ELSTER). Kurze Fahrt mit dem Boot des Instituts auf dem See.

11 Uhr: Rückfahrt über Heiligenberg (Mittagessen), Donautal Sigmaringen, Beuron) nach Freiburg. Rückkehr abends (auf Wunsch rechtzeitig zu den Nachtschnellzügen). Teilnehmerzahl 53.

3. Ansprachen.

Herr Prof. W. J. SCHMIDT (Gießen):

Sehr verehrte Mitglieder und Gäste!

Im Namen des Vorstandes eröffne ich die 38. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Freiburg, indem ich Sie alle herzlich willkommen heiße, die sich in dieser schönen Stadt zusammengefunden haben, um unserer geliebten Wissenschaft zu dienen, freundschaftliche Beziehungen enger zu knüpfen und neue zu gewinnen. Die Forschung verlangt, wenn sie in die Tiefe dringen soll, oft mönchische Abgeschiedenheit. Hier aber wollen wir im Rahmen einer Gemeinschaft über den Erfolg unserer Mühen berichten und in der Aussprache gegenseitige Anregung erfahren.

Mein besonderer Gruß gilt denen, die den Weg aus der Ferne her zu uns gefunden haben, an erster Stelle den Kollegen aus dem Bruderland Österreich. Mancherlei Umstände erschweren es ihnen, an unseren Tagungen teilzunehmen. Ich hoffe, wir können bald wieder einmal in dem schönen Österreich tagen.

Mit Freude erfüllt es mich auch, so manchen Kollegen aus der Schweiz in unserer Mitte zusehen. Seit KONRAD GESNERS Zeiten hat die Schweiz, an der Größe ihres Gebietes gemessen, eine ungewöhnliche Zahl ausgezeichneter Biologen, Zoologen und Botaniker, hervorgebracht. Es scheint fast so, als ob die großartige Bergwelt dieses Landes, seine herrlichen Seen, die Vereinigung von nördlichen und südlichen Elementen in seinem Tier- und Pflanzenleben den Sinn zur Beobachtung der Natur besonders tief erwecke. Namen wie ALBRECHT v. HALLER und LOUIS AGASSIZ gehören der Geschichte der Zoologie an. Viele Söhne der Schweiz verbrachten biologische Lehrjahre in Deutschland. Die einen kehrten in ihre Heimat zurück und gelangten dort zu hohem Ansehen in der Wissenschaft; andere blieben bei uns und zählen zu den Besten ihres Faches — ich gedenke nur des Histologen ALBERT v. KÖLLIKER und des Embryologen WILHELM HIS. Auch mancher deutsche Zoologe hat in der Schweiz seinen Wirkungskreis gefunden, von allen am bekanntesten KARL VOGT. Daß diese Beziehungen zwischen der deutschen und schweizerischen Zoologie sich weiter entwickeln mögen, ist der aufrichtige Wunsch aller deutschen Kollegen.

Zuletzt begrüße ich von Herzen unseren hochverehrten Kollegen Herrn Geheimrat SPEMANN, der uns hierher geladen hat, und seine Mitarbeiter, die alles für einen guten Verlauf der Tagung vorbereiteten.

Für diesen bürgt uns im voraus der vorzügliche Ruf, den Freiburg seit langem in der Zoologie genießt. Zum ersten Male tagten wir hier 1914. Es lebten noch ERNST HAECKEL und — in Freiburg — AUGUST WEISMANN. Die Schwächung des Augenlichtes, der härteste Schlag, der einen Naturforscher treffen kann, drängte den ehemals so feinsinnigen Beobachter WEISMANN mehr und mehr zur Theorie. Die DARWINSche Lehre, welche damals das Antlitz der Zoologie in wesentlichen Zügen bestimmte, fand in WEISMANN einen scharfsinnigen Verteidiger und Kritiker zugleich. Seine Darlegungen über die mögliche Unsterblichkeit der Protozoen, über die Kontinuität des Keimplasmas, über den Gegensatz von Fortpflanzungs- und Körperzellen, über die sog. erworbenen Eigenschaften, über die Bedeutung von Reduktionsteilung und Befruchtung und manches andere mehr, Gedanken so vielfältig und tief, daß sie nur einem Forscher gegeben sind, der ein geniales Einfühlungsvermögen in den Sinn der Natur besitzt, wirken auch heute noch in unserer Wissenschaft nach; ja sind

so zum allgemeinen Besitz geworden, daß man nur selten noch ihres Urhebers gedenkt. Ist es doch eine Eigentümlichkeit der Biologie, daß der Name des glücklichen Finders selbst von den bedeutendsten Entdeckungen und Einsichten alsbald sich ablöst. Ja, dieser Vorgang vollzieht sich um so rascher und vollständiger, je reiner und sicherer gemeißelt der neue Stein ist, der dem Bau der Wissenschaft hinzugefügt wird.

Im Gegensatz zu dem ewig jungen HAECKEL, der seine Lebensaufgabe darin sah, die mächtigen von DARWIN gegebenen Impulse wie ein heiliges Bekenntnis mit dem Fanatismus des Gläubigen zu verbreiten und zu festigen, steht WEISMANN auf der Wende zur neuen Zeit, die mehr und mehr Beschreibung und Deutung durch das planvoll angelegte Experiment verdrängte. Diese Zoologie unserer Zeit hat auf dem Gebiete der Entwicklungsphysiologie unter SPEMANNS Führung eine glänzende und machtvolle Entwicklung erfahren, die uns alle mit Bewunderung und Freude erfüllt. —

Jetzt liegt mir die Pflicht ob, Ihnen über die wichtigsten Ereignisse in unserer Gesellschaft während des vergangenen Jahres zu berichten. Zunächst gedenken wir der Toten. Es verließ uns am 23. 8. 1935 Frau Prof. RHODA ERDMANN; sie gehört in die erste Reihe der Forscher, welche die Zellzüchtung in Deutschland handhabten und ausbauten. In dem von ihr begründeten Archiv für experimentelle Zellforschung schuf sie eine Zeitschrift für dieses aufblühende Gebiet, die sich in der ganzen Welt großen Ansehens erfreut und den Namen ERDMANN in der Zukunft erhalten wird. Wir verloren am 5. 8. 1935 Prof. JOH. THIELE, den bekannten Erforscher der Mollusken. Die Gunst des Schicksals ließ ihn sein Lebenswerk krönen mit der Vollendung des Handbuchs der systematischen Weichtierkunde, das für lange Zeit auf diesem Gebiete maßgebend sein wird. Am 10. 1. 1936 starb Prof. FRIEDR. ZSCHOKKE, der durch hydrobiologische, tiergeographische, ökologische und parasitologische Untersuchungen seinen Namen weit über die Grenzen seines Schweizer Heimatlandes hinaus getragen hat. Der deutschen zoologischen Gesellschaft war er über 40 Jahre verbunden. Die Wertschätzung seiner Persönlichkeit und seiner Leistungen fand in unserem Kreise auch darin Ausdruck, daß er in den Jahren 1910–1911 Vorsitzender war. Wir haben bei seinem Tode — seinem Wunsche folgend — anstatt der üblichen Kranzspende eine Zuwendung für die alpine Skihütte der Baseler Studentenschaft, einer von ZSCHOKKE ins

Leben gerufenen Stiftung, gemacht. Es verschied ferner Prof. GEORG GRIMPE am 22. 1. 1936 im 47. Lebensjahr. Schweres körperliches Leiden heldenhaft meisternd, wandte er alle Zeit und Kraft unserer Wissenschaft zu und erschien mit Regelmäßigkeit auf unseren Versammlungen. Seine vorzüglichen menschlichen Eigenschaften, seine sorgsamen Arbeiten und seine Tätigkeit als Herausgeber der Tierwelt der Nord- und Ostsee werden sein Andenken in unserem Kreise noch lange fortleben lassen. Weiter beklagen wir den Tod von Geheimrat Prof. LUDWIG DÖDERLEIN, der am 23. 3. 1936 im 81. Jahre von uns ging. Mit ihm wurde der Vorletzte von den Begründern der Gesellschaft zu Grabe getragen, der also fast ein halbes Jahrhundert lang sie auf ihrem Wege begleitet hat. Er gehörte noch jener Generation von Zoologen an, die eine eindringende Kenntnis zahlreicher Tiergruppen besaß, und wir verdanken ihm eine Fülle trefflicher Veröffentlichungen. Bis in die letzten Jahre hinaus führte er seine Arbeiten fort und überwand so den schweren Schicksalsschlag, das von ihm 36 Jahre lang geleitete Institut in Straßburg aufgeben zu müssen. In München hatte er als Direktor des Zoologischen Museums eine neue Wirkungsstätte gefunden.

Das Andenken aller Genannten wird bei uns in hohen Ehren gehalten werden.

Nun lassen Sie mich übergehen zu den freudigen Ereignissen des verflossenen Jahres. Herrn Geheimrat HECK in Berlin sprach die Gesellschaft ihre besten Glückwünsche aus zum 75. Geburtstage (11. 8. 1935), Herrn Prof. Dr. KRÄMER in Stuttgart zum 70. (27. 8. 1935). Dem verdienten Verleger Herrn Dr. JUNK, ehemals in Berlin, jetzt im Haag, übermittelten wir die besten Glückwünsche zum 70. Geburtstage (3. 2. 1936), Herrn Prof. Dr. MICHAELSEN in Hamburg zum 50-jährigen Doktorjubiläum (4. 3. 1936), Herrn Prof. Dr. AUG. KÖHLER in Jena, dem hervorragenden Mikroskopiker, zum 70. (4. 3. 1936), Herrn Geh. Rat Prof. Dr. MARTIN, dem Gießener Tieranatom, zum 75. Geburtstage (15. 3. 1936). Herrn Prof. Dr. C. HERBST, einem der Bahnbrecher auf dem Gebiete der Entwicklungsmechanik, überreichten wir zum 70. Geburtstage (29. 5. 1936) eine Adresse.

Alle Genannten haben der Gesellschaft ihren Dank zum Ausdruck gebracht.

Herr Prof. Dr. MATTHES, unser 1. Vorsitzender, erhielt für zwei Jahre einen ehrenvollen Ruf an das Zoologische Institut der Universität Coimbra in Portugal. Wir sind gewiß, daß er die ihm

übertragenen Aufgaben zur Ehre Deutschlands lösen wird. Herr MATTHES wünscht der Versammlung einen guten Verlauf und läßt alle Kollegen bestens Grüßen. Auch Herr Prof. WOLTERSDORFF in Magdeburg, der letzte lebende Mitbegründer der Gesellschaft, übermittelt seine besten Grüße, ebenso Prof. KOSZWIG.

Als wir im vergangenen Jahre einstimmig beschlossen, die heurige Tagung in Freiburg abzuhalten, da waren es nicht nur die Reize der schönen Stadt und der berühmten Universität, die uns hierher gelockt haben, sondern es war der Wille der Gesellschaft, Sie, lieber Herr Kollege SPEMANN, zu ehren, indem wir uns hier versammeln, bevor Sie die Leitung Ihres Institutes in die Hände Ihres Nachfolgers übergeben. In solcher Gesinnung ernennt die Deutsche Zoologische Gesellschaft Sie zum Ehrenmitglied, in bewundernder Anerkennung Ihrer unvergänglichen Leistungen auf dem Gebiete der Entwicklungsphysiologie: Ausgehend von der Erforschung der Korrelationen in der Entwicklung des Auges und der Potenzen der ersten Blastomeren blieben Sie dem gewählten Objekt, dem Amphibienkeim, treu und stellten ihm immer neue und tiefer eindringende Fragen. Mit dem von Ihnen zur höchsten Vollendung ausgebildeten Verfahren der Ummpflanzung von Keimteilen entschleierten Sie die Geheimnisse der Frühentwicklung, lehrten uns den Einfluß des Ortes und der Herkunft scheiden und ihr zeitliches Zusammenspiel verstehen und drangen bis zur Entdeckung des Organisationszentrums vor. Planvoll in der Anlage, kühn in der Durchführung, kritisch in der Auslegung der Ergebnisse, meisterhaft dargestellt in Wort und Bild — sind Ihre Arbeiten nach jeder Richtung hin von eigenster Prägung und zugleich ein ruhmvolles Zeugnis deutschen Geistes, der strengste Beachtung der Tatsachen bis in das Kleinste und Letzte mit tiefster Einfühlung in das Wesen der Dinge zu vereinen versteht.

Nicht minder als den großen Forscher verehrt die Deutsche Zoologische Gesellschaft in Ihnen, lieber Herr Geheimrat, den fruchtbaren Lehrer, dessen hohe Menschlichkeit einen Freundeskreis von Schülern schuf. Die wertvollen Ergebnisse, die aus dieser vorbildlichen Gemeinschaftsarbeit erwuchsen, bekunden erst recht den Reichtum Ihrer Persönlichkeit.

So sehen Sie sich, verehrter Herr Kollege, von Ihren Schülern geliebt, von Ihren Fachgenossen hoch geschätzt. Ihr Werk ist in der ganzen Welt anerkannt und wurde mit der höchsten wissenschaftlichen Ehrung, dem Nobelpreis, gekrönt; es wächst in die

Zukunft hinein. So ward Ihnen, über die tiefe und reine Freude hinaus, mit der die Einsicht in das Walten der Natur den Forscher erfüllt, reiches Glück zuteil. Daß es Ihnen noch lange Jahre währen möge, ist unser herzlicher Wunsch!

Nach Worten des Dankes begrüßt Herr Geh. Rat Prof. Dr. H. SPEMANN die Gesellschaft mit folgenden Worten:

Als die Deutsche Zoologische Gesellschaft das letzte Mal in diesen Räumen tagte, da ahnte keiner von uns, was die nächsten Monate, was die nächsten Jahre bringen würden. Wie hat die Welt sich seither verwandelt! Unsere Wissenschaft aber und ihre Gesetze sind geblieben.

Man spricht jetzt so viel von der neuen Wissenschaft. Aus den Reihen der Jugend wird sie stürmisch gefordert. Da möchte ich dieser Jugend zurufen: Die Wege, die Sie einschlagen, können nicht zu neu, die Gedanken, welche Sie hervorbringen, können nicht zu revolutionär sein. Nur eine Schranke ist ihnen gesetzt. Sie müssen sich bewähren an denselben Kriterien der Wahrheit, denen auch wir Alten uns beugen mußten. Den Felsen der Wahrheit können wir nicht von seiner Stelle rücken; wohl aber können wir an ihm scheitern.

Damit wünsche ich unserer Tagung einen glücklichen Verlauf.

4. Geschäftliches.

4a. Bericht des Schriftführers für die Zeit vom Juli 1935 bis Juli 1936.

Die für Wien in Aussicht genommene Versammlung konnte dort nicht stattfinden, so daß wir die freundliche Einladung nach Stuttgart durch Herrn Prof. M. RAUTHER anzunehmen in der Lage waren, und niemand wird es bereuen, dem Rufe nach der herrlich gelegenen Hauptstadt Württembergs gefolgt zu sein. Es hatten sich 76 Mitglieder und 51 Gäste aus allen Teilen Deutschlands und zum Teil aus dem Auslande eingefunden. Die Sitzungen fanden in dem schönen großen Hörsaal der Technischen Hochschule statt, den der Rektor dieser, Herr Prof. Dr. STORTZ, freundlichst zur Verfügung gestellt hatte. Die Versammlung konnte sich des Interesses der Behörden erfreuen, Vertreter des Kultusministeriums und der Stadt waren anwesend und begrüßten die Versammlung, und der Herr Reichsstatthalter W. MURR sandte Grüße.

Die schönen Ausflüge nach der Solitude und dem Schönblick, nach Hohenheim, nach Steinheim a. Murr (Kiesgruben), Marbach (Schillermuseum und -Geburtshaus), durch die Schwäbische Alb (Nebelhöhle, Lichtenstein, Treifelberg, Blaubeuren, Lautertal) bis Ulm ließen uns ein schönes Stück des prächtigen Landes Württemberg erleben.

Die Mitgliederzahl betrug am Ende des Jahres 1935: 441, und zwar 3 Ehren-, 112 lebenslängliche Mitglieder, 125 ordentliche zu RM. 15.—, 184 ordentliche zu RM. 5.— und 17 außerordentliche Mitglieder, heute sind es 443.

Über die Verstorbenen und über die Jubilare hat der Herr Vorsitzende in seiner Ansprache berichtet. Die Adresse an Herrn Prof. HERBST und seine Antwort sowie die Ehrenurkunde für Herrn Geh. Rat Prof. SPEMANN sind unten abgedruckt.

Hier darf ich wohl die Bitte aussprechen, Todesfälle sofort dem Schriftführer mitzuteilen, damit die Gesellschaft den Hinterbliebenen ihre Anteilnahme aussprechen kann.

Ausgetreten sind 1935 außer den schon im vorigen Bericht Genannten: Dr. WEIGOLD (Hannover), Buchhändler DULTZ (München). 1936: Prof. E. WITSCHI (Iowa), Dr. T. SATO (Tokyo), Dr. ELVEN (Uerdingen a. Niederrhein), Dr. JUNKER (Hamburg), Prof. BERNDT (Heidelberg).

Gestrichen wurden 6 Mitglieder, darunter Prof. SCHAXEL (Leningrad).

Eingetreten 1935: Dr. ELSTER (Langenargen). 1936: Dr. HEINZE (Greifswald), Dr. R. ZIESKE (Dresden), Dr. H. FRIEDRICH (Kiel), Dr. M. SCHNETTER (Erlangen), S. MAHDIHASSAN (Gießen), Frl. Dr. G. BRUNNER (Pasing), Dr. H. FRIEDRICH-FREKSA (Tübingen), Dr. G. FRENZEL (Breslau), Dr. H. DATHE (Leipzig), Dr. E. KESSEL (Gießen), Dr. M. GERSCH (Leipzig), Dr. W. AHRENS (Jena), Dr. H. ULRICH (Zürich), Dr. E. HADORN (Bern), Dr. G. FRANZ (München).

Von den 15-RM.-Mitgliedern zu solchen, die RM. 5.— zahlen, also auf die Verhandlungen verzichten, gingen 8 über. Wie die Neuordnung der Mitgliedsbeiträge sich auswirken wird, vermag ich noch nicht zu sagen, da die meisten Mitglieder trotz Mahnung noch nicht ihre Beiträge gezahlt haben.

An dem Internationalen Zoologen-Kongreß in Lissabon nahmen unter Führung von Herrn Prof. MATTHES 15 Mitglieder teil. Die Gesellschaft hielt keine Geschäftssitzung ab.

Im letzten Viertel des Jahres 1935 gingen die Wahlzettel zur Vorstandswahl 1936/7 beim Vorsitzenden Herrn Prof. E. MATTHES ein. Das Protokoll ist abgedruckt im Zool. Anzeiger **113,3/4** vom 15. Januar 1936; es lautet:

**Protokoll über die Wahl des Vorstandes
der Deutschen Zoologischen Gesellschaft für 1936.**

Zahl der abgegebenen Stimmen: 176

Davon ungültig 9

Also gültig 167.

Es erhielten als Vorsitzender: E. MATTHES 143, A. HASE 7, A. KÜHN 5, W. J. SCHMIDT 5, B. KLATT 4 Stimmen; L. COHN (+), H. VON LENGERKEN und M. RAUTHER je 1 Stimme.

Es erhielten als stellvertretende Vorsitzende: W. J. SCHMIDT 125, A. HASE 124, A. KÜHN 108, M. RAUTHER 72, B. KLATT 32, U. GERHARDT 15, J. W. HARMS 8, H. SPEMANN 7, E. MATTHES 3, H. VON LENGERKEN 2 Stimmen, R. GOLDSCHMIDT, O. HECHT, A. JAPHA, P. KRÜGER und G. VON STUDNITZ je eine Stimme.

Es erhielten als Schriftführer: C. APSTEIN 161 Stimmen; B. KLATT und A. NACHTSHEIM je 1 Stimme; 4 Namen fehlen.

Demnach sind in den Vorstand für 1936/37 gewählt:

Vorsitzender: Prof. Dr. E. MATTHES (Greifswald).

1. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. W. J. SCHMIDT (Gießen).

2. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. A. HASE (Berlin-Dahlem).

3. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. A. KÜHN (Göttingen).

Schriftführer: Prof. Dr. C. APSTEIN (Berlin).

Greifswald, den 2. Januar 1936.

E. MATTHES, R. SEIFERT.

Berlin, den 5. Januar 1936.

Der Schriftführer: Prof. C. APSTEIN.

Da Herr Prof. Dr. E. MATTHES schon im vorigen Jahre den Vorsitz und damit auch die Geschäfte zu führen gehabt hatte, übernahm Herr Prof. W. J. SCHMIDT als 1. stellvertretender Vorsitzender die Geschäfte der Gesellschaft. Da Herr Prof. Dr. E. MATTHES jetzt zur Leitung des Zoologischen Instituts in Coimbra

auf zwei Jahre berufen ist, scheidet er zwar nicht aus dem Vorstand aus, hat aber endgültig die Geschäfte Herrn Prof. W. J. SCHMIDT übertragen.

Die Verhandlungen **37** 1935 konnten dank dem Entgegenkommen der Akademischen Verlagsgesellschaft in einem Umfange von $19\frac{1}{2}$ Bogen in vorzüglicher Ausstattung erscheinen. Auch für dieses Jahr hat der Verlag eine Unterstützung zugesagt, durch die unsere Kasse eine Erleichterung erfährt.

Da im vorigen Jahre unsere Papiere noch meist den alten Zinssatz trugen, ist unsere Kasse noch günstig gestellt, trotzdem die Mitgliederbeiträge trotz Mahnung so spärlich eingehen.

Unsere Einnahmen betrugen 1935	7 009,99 RM.
die Ausgaben	4 656,36 RM.
für 1936:	2 353,63 RM.

Die Einnahmen sind so hoch, weil unsere Papiere außer den bisherigen hohen Zinsen noch Barprämien erbrachten und ein Rest von 1733 RM. verblieben war. Außerdem wurde ein Papier ausgelost.

Unser Vermögen betrug 29 720 RM. und hat bisher 1827 RM. Zinsen gebracht, vom Jahre 1936 werden es nur 1516 RM. sein, so daß die Herausgabe unserer Verhandlungen gesichert ist.

Die Abrechnung ist von den Herren Prof. HERTER und Dr. AUTRUM geprüft und richtig befunden worden. Auf Antrag des Herrn Vorsitzenden wird dem Schriftführer Entlastung erteilt.

Adresse
für Herrn Prof. Dr. C. HERBST
zum 70. Geburtstage am 29. Mai 1936.

Hochverehrter Herr Kollege!

Die Deutsche Zoologische Gesellschaft spricht Ihnen die herzlichsten Glückwünsche zum 70. Geburtstage aus!

Voll Bewunderung gedenkt die Gesellschaft an diesem Tage Ihrer bahnbrechenden Leistungen auf dem Gebiete der Entwicklungsmechanik: Frühzeitig hatten Sie sich die Aufgabe gestellt, die Faktoren der Formwerdung und die Gesetze ihres Wirkens im Experiment zu erforschen. Ihr bevorzugtes Objekt ward der Echinidenkeim. Hier erkundeten Sie die Rolle der für die Entwicklung nötigen anorganischen Stoffe und schenkten uns mit der Aufzucht in calciumfreiem Seewasser das beste Mittel zur

Trennung der Furchungszellen, ein Verfahren, das in Ihrer eigenen und anderer Forscher Hand zu tiefgehenden Einsichten in die Potenzen der Blastomeren führte. Sie schufen skelettlose Larven und konnten sicherstellen, daß nur das Carbonat des Calciums vom Organismus zum Aufbau des stützenden Gerüstes verwertet werden kann. In Bastardierungsversuchen lieferten Sie vorzügliche Beweise für die Übertragung der erblichen Eigenschaften durch den Kern. Diese Studien am Seeigelkeim umschließt ein Kranz weiterer Arbeiten bei anderen Formen, so über Regeneration, Geschlechtsbestimmung, Entwicklungsphysiologie des Farbkleides, in denen Sie sich ebenfalls als ein Meister der Experimentierkunst bewähren.

So können Sie, hochverehrter Herr Kollege, mit stolzer Befriedigung auf Ihr Werk zurückblicken. Daß ein gütiges Geschick Ihre rüstige Kraft noch lange erhalten möge, Ihnen selbst zur Freude und unserer Wissenschaft zum Segen, ist unser herzlicher Wunsch.

Im Namen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

W. J. SCHMIDT.

Darauf ging folgendes Antwortschreiben ein:

Heidelberg, den 5. VI. 1936.

Die Deutsche Zoologische Gesellschaft hat mir durch die Überreichung der schönen, das Auge und den Geist erfreuenden Adresse zu meinem 70. Geburtstage eine sehr große Freude bereitet. Ich danke ihr dafür von ganzem Herzen.

Wenn mir am Schluß gewünscht wird, daß ein gütiges Geschick meine geistigen und körperlichen Kräfte erhalten möge, so stimmt dieser Wunsch ganz mit dem meinigen überein, obwohl mir an dem Erhalten des Lebens an und für sich sehr wenig gelegen ist. Aber meine Arbeiten über Geschlechtsbestimmung sind an einem Punkt angelangt, wo ich sehe, daß jetzt erst die wahre Arbeit beginnen muß, und alles bisher von mir Erreichte nur Vorarbeit war. Ich bedaure darum, nicht 10 Jahre jünger zu sein und kein eigenes Laboratorium mehr zu besitzen. So muß ich wohl der Jugend das Meiste überlassen.

Indem ich unserer Wissenschaft ein weiteres Emporblühen wünsche, bin ich

der Deutschen Zoologischen Gesellschaft ergebenster

CURT HERBST.

Ehrenurkunde.

Die Deutsche Zoologische Gesellschaft ernennt hiermit
 Herrn Geheimen Regierungsrat Dr. HANS SPEMANN
 ord. Professor der Zoologie in Freiburg i. Br.
 zu ihrem Ehrenmitgliede

in bewundernder Anerkennung seiner unvergänglichen Leistungen
 auf dem Gebiet der Entwicklungsphysiologie.

Freiburg, den 3. Juli 1936.

Im Namen des Vorstandes:
 W. J. SCHMIDT.

4b. Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes.

Herr Prof. Dr. HANS MEYER hatte uns im Namen des Naturwissenschaftlichen Vereins und des Senats der Freien Hansestadt Bremen schon zu 1936 nach Bremen eingeladen. Da die Gesellschaft aber beschlossen hatte, 1936 nach Freiburg zu gehen, ist die Einladung für Bremen für 1937 wiederholt worden und einstimmig angenommen.

4c. Herr Prof. A. KÜHN berichtet über Verhandlungen zur Abänderung der Sonderdruckbestimmungen:

Zwischen dem Reichsdozentenwerk e. V. und der Arbeitsgemeinschaft wissenschaftlicher Verleger ist unter Zuziehung von Vertretern der naturwissenschaftlichen Fächer am 1. Juli 1936 eine Neufassung der am 23. März 1934 vereinbarten Richtlinien verabredet worden, welche für die medizinischen, naturwissenschaftlichen und mathematischen wissenschaftlichen Zeitschriften mit Ausnahme der regelmäßig erscheinenden Wochen- und Halbmonatszeitschriften gelten soll:

»Von Beiträgen, für die Unkostenersatz oder Honorar vergütet wird, dürfen an deren Verfasser auf keinen Fall mehr als 40 unberechnete Sonderdrucke abgegeben werden.

Von Beiträgen, für die weder Unkostenersatz noch Honorar vergütet wird, dürfen an deren Verfasser auf keinen Fall mehr als 75 unberechnete Sonderdrucke abgegeben werden.

Weitere Sonderdrucke dürfen an die Verfasser in der bisherigen Weise gegen eine angemessene Entschädigung für die entstehenden Mehrkosten abgegeben werden. Jedoch dürfen die umsonst und zum Vorzugspreis gelieferten Sonderdrucke ins-

gesamt 200 Stück nicht überschreiten. Evtl. Mehrbedarf ist zum Bogennetttopreis zu berechnen.«

4d. APSTEIN: *Bericht über »Tierreich«.*

Im Jahre 1935 erschien die große Monographie von F. BRYK: *Parnassiinae*, die 50 Bogen mit 698 Figuren umfaßt. In ihr sind 6 genera, 35 species und hunderte von Formen beschrieben. Die Monographie von E. MARCUS: *Tardigrada*, ist bis Schluß des Jahres noch nicht fertiggestellt worden.

4e. APSTEIN: *Bericht über »Zoologischer Bericht«.*

Im Jahre 1935 wurden Heft 9/16 von Band 36, Band 37 und von Band 38 Heft 1/4, zusammen $2\frac{1}{2}$ Band, auf die sich der Verlag festgelegt hat, herausgegeben. Dank der Referenten konnten in den Bänden 2400 bis über 2500 Referate aufgenommen werden. Den Dank an meine Mitarbeiter und unseren opferwilligen Verleger, Herrn Dr. FISCHER, möchte ich hier wieder aussprechen.

Der Ausschuß für den Bericht muß in diesem Jahre wieder gewählt werden, ich schlage — mit Genehmigung des Herrn Vorsitzenden — wieder die Herren Prof. KORSCHELT, PLATE, SCHLEIP vor. (Einstimmige Annahme.)

Referate und Vorträge*.

5. Herr Privatdoz. Dr. W. LUDWIG (Halle a. S.):

Bestimmung und Vererbung der Asymmetriiform (Rechts-Links-Problem).

2. Referat.

(Mit 17 Abbildungen.)

Inhaltsübersicht.

I. Einleitender Teil	21
§ 1. Problemstellung	21
§ 2. Klassifikation der Asymmetrien	23
§ 3. Das Häufigkeitsverhältnis zwischen <i>R</i> - und <i>L</i> -Form	27
II. Morphologisch-statistisch-genetischer Teil	29
§ 4. Ergebnisse der vergleichenden Betrachtung monostropher Asymmetrien	29
(Genotypische, phaenotypische, unechte Inversionen — Erbgang der Asymmetriiform — Doppelformen — Stabile und labile Rassen. Tiergruppen mit hoher Labilität der Asymmetriiform — »Minderwertigkeit« der Inversen)	
§ 5. Razemische und amphidrome Verteilung	45
§ 6. Verschiedene Asymmetrien am gleichen Tier (Koppelung oder Unabhängigkeit). Phylogenetische Fragen	50
§ 7. Zusammenfassung. Bipotentialität bezüglich der Asymmetriiform	53
III. Entwicklungs- und vererbungsphysiologischer Teil	56
§ 8. Die kompensatorische Regeneration	56
§ 9. Ergebnisse entwicklungsmechanischer Versuche. Befunde an Doppelbildungen sowie an natürlichen und künstlichen Zwillingen	60
§ 10. Zusammenfassung. Determinationsstoffe der Asymmetriiform. Analogien zur Geschlechtsbestimmung	68
IV. § 11. Zufällige und accessorische Asymmetrien	69
§ 12. Die Seitigkeit des Menschen im Lichte des <i>R-L</i> -Problems	70

I. Einleitender Teil.

§ 1. Problemstellung.

Die meisten Formen der Tierreihe, von den Protozoen bis zum Menschen, weisen am Körper oder in ihren Gewohnheiten

* Da mir der Text keiner Aussprache zugegangen ist, hat es keinen Zweck, die Namen der an der Aussprache beteiligten Kollegen anzuführen.

Der Herausgeber.

irgendwelche artkonstante Asymmetrien auf. Am Menschen z. B. sind unterscheidbar:

1. Ein morphologisches Übergewicht der rechten Körperhälfte, welches summarisch in der Rechtslage des Schwerpunkts und im größeren Gewicht der rechten Skeletthälfte und rechtsseitigen Muskelmasse zum Ausdruck kommt, und das auch in vielen Körperteilen und Organen, ja selbst in Kleinigkeiten (Wachstum der Finger- und Zehennägel) zutage tritt;
2. die konstant-asymmetrische Form und Lage der Eingeweide (innerer Situs);
3. der Verlauf des Kopfhaarwirbels (rechts- oder linksgewunden);
4. der unter dem Namen »Seitigkeit« zusammengefaßte Komplex morphologisch-physiologischer Asymmetrien, am schärfsten charakterisierbar durch die Tatsache, daß bei jedem Menschen nur das motorische und akustische Sprachzentrum einer Gehirnhälfte aktiv, das der anderen latent ist; und schließlich
5. eine geringe Zahl weniger bedeutender Asymmetrien, wie der einseitige Hodentiefstand unter den morphologischen Merkmalen, das individuell-konstante Händefalten und Überkreuzen der Arme unter den Gewohnheiten.

Bei Betrachtung einer beliebigen Asymmetrie lassen sich zwei Fragen stellen. Einmal: Wieso kommt es bei der betreffenden Tiergruppe überhaupt im Laufe der Stammesgeschichte zur Ausbildung der betreffenden Asymmetrie? Im Falle des Eingeweide-Situs der Wirbeltiere wäre hierauf beispielsweise zu antworten, daß offenbar mit zunehmender Körpergröße, vor allem aber mit zunehmendem Energiebedarf, das ursprünglich fast geradlinige Darmrohr sich in Windungen legte, und daß diese so entstandene Asymmetrie weitere Asymmetrien in der Folge hatte: Lageverschiebungen ursprünglich symmetrisch gelegener Organe, Größenverschiedenheiten zwischen den beiden Hälften paariger Darmanhänge, oder die Asymmetrien des begleitenden Nerven- und Blutgefäßsystems. Dieser Fragestellung wird im folgenden nicht weiter nachgegangen (vgl. RLP¹ § 44). Es genügt, darauf hinzuweisen, daß die allermeisten Asymmetrien sich sekundär aus ursprünglicher bilateraler Symmetrie herausgebildet haben. Der andere Fall, daß eine artkonstante Asymmetrie aus völliger Regellosigkeit entstand (Schraubenbahnen und

¹ LUDWIG, Rechts-Links-Problem. (s. Literaturverzeichnis).

die durch sie bewirkten Formasymmetrien der Protisten; vgl. RLP § 38), ist sehr selten.

Zweitens ist zu bedenken, daß jede Asymmetrie, ob sie nun räumlich oder raumzeitlich (Bewegungsbahnen, Gewohnheiten) ist, in zwei spiegelbildlichen Formen auftreten kann, die wir als Rechts- und Linksform unterscheiden². Eine Durchsicht vieler Asymmetrien zeigt, daß bei manchen Rechts- und Linksform gleichhäufig sind, daß bei anderen die eine von beiden weitaus überwiegt; bei wieder anderen kann das Verhältnis $R:L$ nur mäßig, aber artkonstant von der Zahl 1 abweichen, schließlich gibt es Asymmetrien, deren $R:L$ -Verhältnis für Populationen verschiedener Fundorte verschieden sein kann, oder bei denen es durch Außenfaktoren beeinflußbar ist. Es tauchen also die Fragen auf: 1. Wodurch beim einzelnen Individuum die Asymmetrieform bestimmt wird, d. h. welche Faktoren im Einzelfall für den Entscheid »rechts oder links« verantwortlich sind, und 2. wie es sich diesbezüglich in einer Generationenfolge verhält. In kurzen Worten handelt es sich also um die Frage nach der Bestimmung und Vererbung der Asymmetrieform, und diesen im einzelnen sehr vielfältigen Fragenkomplex habe ich (1932) als Rechts-Links-Problem bezeichnet.

Betrachtet man die stammesgeschichtliche Entstehung einer Asymmetrie, etwa der Windung des Schnekkengehäuses oder — um ein weniger klares, aber um so heftiger diskutiertes Beispiel zu nennen, die Herausbildung der Rechtshändigkeit beim Menschen, so gehören die Fragen, warum sich eine Gehäusewindung oder eine Bevorzugung einer Hand überhaupt herausbildete, unter den ersten hier nicht weiter zu behandelnden Problembereich. Hingegen fallen alle Erörterungen, warum bei den Schnecken Rechtswindung überwiegt, warum das gleiche für die Händigkeit gilt, ob vielleicht ursprünglich R - und L -Windung bzw. R - und L -Händigkeit gleichhäufig waren, oder ob erstmalig nur eine einzige, etwa in beiden Fällen die rechte Asymmetrieform entstand, in den Bereich des $R:L$ -Problems. In der Literatur über die menschliche Seitigkeit wirkt sich die dauernde Verquickung beider Fragestellungen sehr unvorteilhaft aus.

§ 2. Klassifikation der Asymmetrien.

Vor allen weiteren Erörterungen ist es notwendig, die Mannigfaltigkeit der Asymmetrien durch Klassifikation zu ordnen, unter einem Gesichtspunkt, der durch die späteren Fragestellungen bestimmt wird:

² Welche Asymmetrieform im Einzelfall als R - oder L -Form bezeichnet wird, ist konventionell; doch wird man zweckmäßig für alle Klassen analoger Asymmetrien (schraubige Gestalten; Reduktionen auf einer Seite eines bilateralen Körpers usw.) die Terminologie einheitlich wählen (vgl. RLP § 3).

- I. Fluktuierende Asymmetrien.
- II. Echte Asymmetrien.
 - a) Natürliche Asymmetrien.
 - b) Zufällige und zusätzliche Asymmetrien (accidentelle und accessorische Asymmetrien).
- III. Kollektivasymmetrien (= echte Asymmetrien, von fluktuierender Variabilität erheblichen Ausmaßes überlagert).

Fluktuierende Asymmetrien sind sekundäre Abweichungen von der bilateralen Symmetrie, von einem innerhalb eines Kollektivs graduell verschiedenen, im Durchschnitt aber geringen Ausmaß. Die stärkeren Abweichungen sind seltener, Abweichungen gleicher Stärke nach links und rechts gleich häufig. Das Kollektiv ist also symmetrisch — der DUNCKERSche Asymmetriewert (RLP § 2) somit gleich null —, das einzelne Individuum jedoch in der Regel nicht. Der Prozentsatz symmetrischer Individuen ist oft von der Größe des Klassenspielraums abhängig. — Die fluktuierenden Asymmetrien kommen zustande, indem sich die fluktuierende Variabilität einem grundsätzlich bilateralsymmetrischen Bauplan überlagert.

Beispiel: Von 1000 weiblichen Kaulbarschen (*Acerina cernua*) hatten (nach DUNCKER) Flossenstrahlen: 815 Tiere gleichviel links und rechts, 190 einen überzähligen Strahl auf einer Seite (89mal li, 91mal re), 3 Tiere je 2 überzählige Strahlen (1mal li, 2mal re), 2 Tiere je 2 überzählige Strahlen (1mal li, 1mal re). Asymmetriewert = 0,0005, Kollektiv also fast ideal symmetrisch; symmetrische Individuen relativ häufig. — Hingegen fällt z. B. die Asymmetrie des Schnabels der Kreuzschnäbel nicht unter den fluktuierenden Typus. Hätte man beispielsweise unter 1000 Tieren 493 Links-, 504 Rechtsschläger und 3 mit symmetrischem Schnabel, so wäre zwar auch das Kollektiv innerhalb der Fehlergrenzen symmetrisch, es fehlt jedoch die graduelle Abstufung der Asymmetrien.

Bei den echten Asymmetrien sind Rechts- und Linksform scharf unterschieden. Weder gibt es hier Übergänge zwischen beiden noch graduelle Abstufungen, der Einfluß der fluktuierenden Variabilität ist bedeutungslos. Innerhalb eines beliebigen Kollektivs können viererlei Individuen auftreten: solche, die die Asymmetrie in der Links- und solche, die sie in der Rechtsform aufweisen, ferner andere, die sowohl *R*- wie *L*-form besitzen und solche, denen das betreffende asymmetrische Merkmal überhaupt fehlt. Je nach dem Häufigkeitsverhältnis der beiden ersten zu den beiden letzten Sorten werden die echten Asymmetrien in natürliche und zufällige bzw. zusätzliche unterteilt.

Natürliche Asymmetrien sind solche, die dem Wildtyp der betreffenden Art normalerweise zukommen. Sie stellen also ein Art- oder mindestens ein Rassenmerkmal dar, Rasse hierbei im Sinne von geographischer oder ökologischer Rasse verstanden. Die Hauptmasse der Individuen weist die Asymmetrie entweder in der *L*- oder in der *R*-Form auf; in kleinen Bruchteilen können daneben auch solche Individuen vorkommen, die sowohl *R*- wie *L*-Form besitzen (Doppelformen) oder aber keine von beiden (Nullformen). Klassifiziert man z. B. Seeigellarven nach dem Vorhandensein eines ausgebildeten Axohydrocoels, so kann sich folgende Verteilung ergeben:

$$75\% L, 19\% R, 5\% LR, 1\% —.$$

Die Nullformen sind meist nur als Jungstadien lebensfähig und verdanken ihre Entstehung einem Widerstreit der *R*- und *L*-Tendenz während der Entwicklung. Die gleichfalls seltenen Doppelformen sind bezüglich des betrachteten Merkmals nicht mehr asymmetrisch, z. B. wenn beim Turbellar *Gyratrix* das normalerweise fehlende rechte Ovar mitauftritt. Kommt es bei unpaaren median gelegenen Asymmetrien zu Doppelformen, so tritt eine Art partieller Zwillingsbildung ein (menschlicher Haarwirbel: Doppelwirbel), die vielfach monströsen Charakter besitzt, besonders dann, wenn die betreffende Asymmetrie große Bereiche des Körpers oder etwa diesen ganz umfaßt (Schnecken).

Neben diesen natürlichen Asymmetrien gibt es andere, die nur einem geringen Bruchteil der Artangehörigen zukommen, während die Hauptmasse der Individuen (der »Wildtyp«) bezüglich des betreffenden Merkmals symmetrisch ist oder dieses überhaupt nicht besitzt. Ab und zu taucht z. B. ein Vogel mit einseitigem Hängeflügel oder ein einseitig hängeohriges Kaninchen auf. Für das Zustandekommen dieser Asymmetrien ist offenbar eine zufällige Konstellation von Umständen erforderlich, wir nennen sie zufällig oder accidentell. — Nicht grundsätzlich verschieden von ihnen sind die zusätzlichen (accessorischen) Asymmetrien. Auch sie kommen nur einem geringen Bruchteil der Individuen zu, immerhin sind sie häufiger als die zufälligen. Auch kann man oft aus Populationen, in denen eine solche Asymmetrie relativ häufig vorkommt, durch Selektion Stämme oder Rassen heranzüchten, die die Asymmetrie in 100% aufweisen. All diesen Asymmetrien haftet der Charakter des Zusätzlichen, vielfach auch des Pathologischen, deutlich an. Sie sind dystelisch, um mit

v. FRANKENBERG zu reden. Beispiele solcher Asymmetrien werden in § 11 aufgeführt.

Die Kollektivasymmetrien schließlich sind echte (und zwar meist natürliche) Asymmetrien, denen sich erhebliche fluktuierende Variabilität überlagert.

Die Flunder z. B. kommt in zwei spiegelbildlichen Formen, rechts- oder linksäugig, vor³. Diese durch die Seitenlage bedingte abweichende Körpergestalt ist eine echte Asymmetrie. Zählen wir nun bei rechtsäugigen Flunden die Brustflossenstrahlen, so finden wir im Durchschnitt in der rechten Flosse weit mehr Strahlen als in der linken. DUNCKERS Index ist 0,60; er wäre nur dann gleich 1, wenn alle Flunden rechts mehr Strahlen als links besäßen, und somit folgt, daß auch Tiere mit beiderseits gleichviel oder sogar mit links mehr Strahlen als rechts existieren. (Bei linksäugigen Flunden verhält sich alles umgekehrt.) Das Kollektiv ist also asymmetrisch, das Individuum braucht es (bezüglich des betreffenden Merkmals) nicht zu sein. Aus einem einzelnen Brustflossenpaar kann nicht sicher geschlossen werden, ob das zugehörige Tier links- oder rechtsäugig ist. Das bedeutet aber: Die ideale Durchschnitts-Flunder besitzt rechts mehr Strahlen als links; dieser echten Asymmetrie überlagert sich aber erhebliche fluktuierende Variation, die im Falle eines symmetrischen Merkmals zu den fluktuierenden Asymmetrien führt, und bewirkt einen Asymmetrie-Index zwischen 0 und 1.

Die Kollektivasymmetrien sind oft Teile, meist aber Folgen solcher echter Asymmetrien (wie hier der Seitenlage), die von der individuellen Variabilität kaum berührt werden. So wird es nicht überraschen, daß alle an natürlichen Asymmetrien gewonnenen Gesetzmäßigkeiten auch für Kollektivasymmetrien Geltung haben, sofern man die hier hinzukommende Variation in Rechnung zieht.

Bei dieser Klassifikation der Asymmetrien wurde, gemäß § 1, die Entstehung (oder Bewirkung) der verschiedenen Asymmetrietypen (ob durch Gene, Plasma, Außenfaktoren, unvollständige Manifestation, anormale Chromosomenverteilung usw.) nicht berücksichtigt. Eine Einteilung nach diesem System hat kürzlich GRÜNEBERG gebracht. Eine Einteilung der Asymmetrien nach ihrer Erscheinungsform (Dissymmetrien, Torsionen, irreziproke Merkmale, Gewohnheiten usw.) zugleich unter Aufzählung aller bis dahin bekannten Fälle habe ich an anderer Stelle gegeben (RLP § 43).

Die fluktuierenden Asymmetrien werden im folgenden außer Acht gelassen, auf die zufälligen und zusätzlichen wird in § 11 kurz gesondert eingegangen. Somit befassen sich die folgenden Kapitel nur mit natürlichen Asymmetrien einschließlich etwaiger Kollektivasymmetrien. — Für diese beiden Asymmetrie-Arten habe ich (RLP) auch die gemeinsame Bezeichnung »R-L-Merkmale« eingeführt.

³ Rechtsäugig = wenn beide Augen auf der rechten (und nach oben gekehrten) Seite der Flunder liegen, linksäugig umgekehrt.

§ 3. Das Häufigkeitsverhältnis zwischen R- und L-Form.

Um über die Bestimmung und Vererbung der Asymmetriiform Aussagen machen zu können, ist es notwendig, aus dem Schrifttum alle einschlägigen Daten zu sammeln. Eine solche »Bestandsaufnahme« habe ich vor einigen Jahren gemacht (RLP) und sie fortlaufend ergänzt. Überblickt man das so gewonnene Tatsachenmaterial, so ergibt sich als erstes Erfordernis, die Asymmetrien nach dem Häufigkeitsverhältnis zwischen *R*- und *L*-Form, nach der »*R-L*-Verteilung«, zu ordnen. Ich habe folgende Bezeichnungen eingeführt: Liegt von einer Asymmetrie ein hinreichend großes Material vor, so bezeichnen wir die Asymmetrie als *razemisch*, wenn *R*-Form und *L*-Form gleichhäufig sind, als *monostroph*, wenn die *R*- oder *L*-Form mindestens 90 % ausmacht, und als *amphidrom*⁴, wenn das Verhältnis *R:L* zwischen diesen beiden Extremen liegt (RLP § 5). Ist die eine Form wesentlich häufiger als die andere, so nennen wir erstere die *reguläre*, letztere die *inverse*.

In der überwiegenden Mehrzahl ist eine morphologische Asymmetrie an jedem Individuum nur einmal vorhanden. Man kann dann Individuen, die die Asymmetrie in der *R*- oder *L*-Form tragen, kurz als *R*- oder *L*-Individuen bezeichnen, und die Termini *monostroph*, *razemisch*, *amphidrom* auf die Arten selbst, also auf die intraspezifische *R-L*-Verteilung anwenden. Beispielsweise sind die Kreuzschnäbelspecies bezüglich des Schnabels razemische Arten, die Weinbergschnecke ist bez. der Gehäusewindung eine *monostrophe*, die Flunder unserer Küsten bez. der Seitenlage eine *amphidrome* Art. Als vierter Typus käme hinzu der einer Art mit an verschiedenen Orten verschiedener *R-L*-Verteilung. Die Copepodenart *Pleuromamma indica* zeigt z. B. bezüglich der (linken oder rechten) zu einem Klammerorgan umgebildeten vorderen Antenne des ♂ folgende Verteilungen (nach STEUER): *R-monostroph* im Agulhas-Strom, *amphidrom* 8*R* : 1*L* im Atlantik, *razemisch* im Indik, *L-monostroph* in Aden.

Kommt ein asymmetrisches Gebilde an einem Individuum oftmals vor, so sind zwei Fälle verwirklicht: 1. Die Asymmetriiform ist nicht nur bei allen Asymmetrien des gleichen Tiers, son-

⁴ Bei kleinem Material, z. B. 35 *R:51L* ist oft nicht entscheidbar, ob *amphidrome* oder *razemische* Verteilung vorliegt. Im RLP nannte ich Verteilungen, deren *amphidromer* Charakter (im hier definierten Sinne) gesichert war, *amphidrom-nichtrazemisch*, andernfalls *amphidrom*. Eine solche Unterscheidung ist jedoch meist entbehrlich.

dern innerhalb der ganzen Art, meist sogar innerhalb einer größeren systematischen Einheit konstant. So sind nach P. SCHULZE die Schraubenstrukturen der Nesselfäden von *Hydra attenuata* stets rechtsgewunden, und eine Reihe weiterer Befunde läßt vermuten, daß diese *R*-Monostrophie innerhalb der Cnidarier weit verbreitet ist. KOLLER hat neuerdings berichtet, daß der Windungssinn der schraubig gedrehten Speicheldrüsenchromosomen von

<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>
<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>L</i>
<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>
<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>
<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>
<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>R</i>
<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>R</i>
<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>R</i>
<i>R</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>L</i>	<i>R</i>	<i>L</i>	<i>R</i>
<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>

Abb. 1. Verteilungen der *R*- und *L*-Mündungen des Geschlechtsapparats in einer Bandwurm-Strobila. a - d monostroph, e zufallsmäßig, fg regelmäßig alternierend, h Proglottiden gruppenweise alternierend. (Vgl. Hierzu RLP § 12c und RIETSCHEL 1934.)

Drosophila pseudoobscura streng konstant ist (1 *X*-Arm und 1 Autosom links-, der andere *X*-Arm und die restlichen 2 Autosomen rechtsgewunden), und gleiches fand IRIKI für gewisse Chromosomen des japanischen Laubfrosches. Von den Bandwürmern wäre, die Strobila als ein Individuum gerechnet, Typ *a-d* der Abb. 1 hierher zu rechnen. — 2. Die Asymmetrie kommt an jedem Individuum gleich oft in der *R*- und *L*-Form vor (individuell-razemische Verteilung); alle Individuen der Art verhalten sich also gleich. So sind die Haare des Lamms gleich oft rechts- und linksgewunden, daneben kommen allerdings auch maeandrisch geschlängelte und solche Haare vor, die einen Teil ihres Verlaufs rechts-, im Rest linksgewunden sind, oder die mehrere solche Umkehrungen aufweisen (DUERDEN). Letztere Eigentümlichkeit scheint überhaupt weit verbreitet zu sein: schraubige Elemente in den Sehzellen der Wirbeltiere (MENNER), Negerhaar (DUERDEN, KETTLER). Auch die Bandwürmer des Typus *e* in Abb. 1 gehörten hierher. — Der Fall individueller Konstanz der Asymmetriiform bei razemischer Verteilung innerhalb der Art scheint nicht verwirklicht zu sein.

Für die physiologischen Asymmetrien (Übersicht in RLP § 43, III) ist eine reichere Auswahl von *RL*-Verteilungen bekannt.

So gibt es 1. individuell-razemische Verteilung, z. B. wenn ein Insekt bald den rechten Flügel über den linken, bald den linken über den rechten legt (*R*- oder *L*-Ausführung der Gewohnheit zufällsmäßig). Es kann 2. die Gewohnheit mindestens zeitweilig seitenkonstant sein (Seitenstetigkeit von Raupen nach LUDWIG) oder 3. fürs Leben, also schlechthin individuellkonstant, wobei die Art razemisch ist. In diesen Fällen (Beinigkeit der Papageien, deren jeder ein Stand- und ein Greifbein besitzt; Händefalten, Armeüberkreuzen des Menschen) bildet sich die feste Gewohnheit innerhalb der ersten Lebensspanne heraus [bei Papageien ist gewaltsame Umgewöhnung möglich; bei der Flügellage der Insekten fehlt dieser Typus fast völlig (KEILBACH)]. Schließlich kann 4. die asymmetrische Gewohnheit innerhalb der ganzen Art oder einer größeren Gruppe konstant sein (Schraubenbahnen; Flügellage bei Grillen, Laubheuschrecken usw.).

Die Ausdrücke »razemisch«, »amphidrom«, »monostroph« lassen sich auch auf höhere systematische Einheiten sinngemäß übertragen (RLP § 5). — Auf die Häufigkeit, mit der razemischer, amphidromer und monostropher Typus verbreitet sind, wird in § 5 eingegangen.

II. Morphologisch-statistisch-genetischer Teil.

§ 4. Ergebnisse der vergleichenden Betrachtung monostropher Asymmetrien.

Bei der Beantwortung der eingangs gestellten Fragen wenden wir uns zunächst dem häufigsten Typus von Asymmetrien, den natürlichen Asymmetrien mit monostropher *R-L*-Verteilung zu. Man gewinnt hier eine Reihe von ersten wichtigen Erkenntnissen allein auf Grund vergleichender Betrachtung aller Tatsachen, die man über solche Asymmetrien aus der Literatur zusammentragen kann. Es handelt sich also zunächst um eine vergleichend-morphologische und vergleichend-statistische Betrachtung dieser Asymmetrien, um Befunde bei der Aufzucht ganzer Keime unter natürlichen oder künstlichen Bedingungen und um die Ergebnisse von Vererbungsversuchen. Außer Acht bleiben vorerst alle Befunde, die auf groben experimentellen Eingriffen (Keimzerschneidung, Abtrennung von Körperteilen, entwicklungsmechanische Versuche) oder auf der Betrachtung von Monstrositäten und Zwillingen beruhen; auch die kompensatorische Regeneration, der ja auch eine grobe Verletzung vorangehen muß, werde vorerst außer Betracht gelassen. —

a) Zu jeder monostrophischen Asymmetrie sind Inversionen auffindbar.

Diese zwar nicht exakt beweisbare Behauptung will besagen, daß man bei Durchsicht einer genügend großen Zahl von Individuen einer Art schließlich doch ein oder mehrere Exemplare finden wird, die die Asymmetrie in der inversen Form besitzen. Zugunsten dieser Ansicht spricht, daß Inversionen stets da beobachtet wurden, wo man aus irgendeinem Grund große Individuengruppen verarbeitete. So ist z. B. Situs inversus unter den Wirbeltieren bekannt bei Molchen, Kaulquappen, Fröschen, bei Laboratoriumssäugern, den Haustieren und beim Menschen (hier 0,014%; GÜNTHER). Man findet Inversionen innerhalb aller Tierstämme⁵, von den Protozoen bis zum Menschen, und bei allen möglichen Asymmetrien⁵: totale Inversionen des Körpers, Inversionen einzelner Teile, inverse Schraubenbahnen, Gewohnheiten und Veranlagungen (Zirpen, Händigkeit, Sprachzentrum). Sucht man nach Inversionen bei Asymmetrien, für die solche noch nicht bekannt sind, so wird man bei genügender Geduld kaum enttäuscht werden: so fand ich z. B. Inversionen bei schneckenartig gewundenen Foraminiferenarten, Bettwanzen mit invers gelegenem RIBAGASchen Organ, invers sich drehende Räderartiere, Ciliaten und Ciliatenstämme. Keineswegs aber ist die Häufigkeit für alle monostrophischen Asymmetrien die gleiche. Nur soviel läßt sich sagen, daß sie in der Mehrheit der Fälle unter 0,1% liegt. Im übrigen kann als grobe Regel gelten, daß bei physiologischen Asymmetrien Inversionen häufiger sind als bei morphologischen. Bez. gekoppelter Asymmetrien vgl. § 6. Schließlich ist sicher, daß es innerhalb der gleichen Art Rassen mit erblich verschiedener Inversenhäufigkeit geben kann (Abschnitt e).

b) Die Inversionen zerfallen in genotypische, phänotypische und unechte⁶.

Taucht innerhalb einer monostrophischen Art ein inverses Individuum auf, so kann es sich um eine genotypische Inversion handeln. In diesem Falle läßt sich durch Selbstbefruchtung, durch Kreuzung mit einem anderen gleichfalls genotypisch inver-

⁵ Vgl. RLP § 43: alle mit + oder × bezeichneten Asymmetrien!

⁶ Der Begriff der unechten Inversion wird hier gegenüber RLP (§ 46c) schärfter umrissen und dadurch eingeengt. So kommt es, daß die Inversionen einiger dort aufgeführter Asymmetrien (Chiasma, Flunder) jetzt nicht mehr unter diesen Begriff fallen.

sen Exemplar oder, was am ehesten möglich ist, durch zweckmäßige Kreuzungen innerhalb der F_1 - und F_2 -Generation ein rein inverser Stamm erhalten, innerhalb dessen Rückinversionen zum Regulären ungefähr ebenso selten sind wie die Inversionen innerhalb des ursprünglichen Stamms. Das Ausgangstier vererbt also die Anlage zur inversen Asymmetriiform ebenso wie die regulären Tiere der Stammpopulation die Anlage zur regulären Asymmetriiform. Kreuzt man ein genotypisches Rechts- mit einem genotypischen Linkstier, so ergibt sich ein Erbgang bestimmter Art.

Es kann das inverse Exemplar aber auch eine phaenotypische Inversion darstellen. Ein solches Tier zeigt zwar die Inversion, d. h. es ist oder verhält sich bez. der betreffenden Asymmetrie genau spiegelbildlich zu einem regulären Tier, erweist sich erbmäßig aber regulär.

Geno- und phaenotypische Inversionen haben das gemeinsam, daß sie eine grundsätzliche Umkehr der regulären Form in ihr Spiegelbild darstellen, daß das betreffende asymmetrische Merkmal, sofern es morphologischer Art ist, also von Anfang an invers heranwächst. Hat sich einmal die eine oder andere Form herausgebildet, so ist in der Regel eine Umkehr zur gegensätzlichen Form weder wirklich noch scheinbar mehr möglich, eine rechtsgewundene Schnecke kann sich z. B. nicht nachträglich in eine linksgewundene verwandeln. Nur bei einigen Asymmetrien, die in einer asymmetrischen Lage gewisser Körperteile bestehen, kann etwas Derartiges eintreten: die asymmetrisch gelegenen Teile können nachträglich so verlagert werden, daß das Spiegelbild zum Bisherigen entsteht. Hier liegt also kein echter Inversionsvorgang vor, wir sprechen von unechten Inversionen. Sie sind für das *R-L*-Problem nur insofern von Interesse, als sie mit echten Inversionen verwechselt werden können.

Beispiele. Bei der Mehrzahl der Vögel ziehen Luft- und Speiseröhre, einschließlich des evtl. Kropfes, rechts von der Wirbelsäule nach hinten, eine asymmetrische Lagerung, die vermutlich für morphologische Asymmetrien des Blutgefäßsystems in dieser Gegend verantwortlich ist. Linkslage dieser Halseingeweide, wie sie gelegentlich beobachtet wurde (BÖKER), kommt wahrscheinlich durch Verschiebung während der späten Embryonalzeit zustande, stellt also eine unechte Inversion dar. — Bei vielen Insekten mit sich in der Ruhe überdeckenden Flügeln ist diese Gewohnheit monostroph (Grillen rechtsflüig = re über li, Laubheuschrecken umgekehrt). Ist die betreffende Art flugunfähig, so bleibt die erstmalige Flügellage bis ans Lebensende bestehen (z. B. *Pyrrhocoris*, *Naucoris*) sofern sie nicht durch »Unfälle« oder »Eingriffe« ins Gegenteil verkehrt wird, was eine unechte Inversion bedeuten würde. Auch bei der Arciferie der Urodelen und krötenartigen Anuren sind unechte Inversionen zu vermuten. — Daß die Hyper-

strophe, wie sie bei Peridineen und gewissen Schnecken vorkommt — (das rechts aufgewundene Gehäuse flacht sich im Laufe der Phylogenie über den plan-spiralen Grenzfall »ins Negative hinein« ab, so daß äußerlich linksgewundene Formen mit regulärem inneren Bau entstehen), mit Inversionen nichts zu tun hat, bedarf keiner Begründung.

Bei *bistrophes*, d. h. paarigen spiegelbildlich gewundenen Merkmalen (vgl. RLP § 45, § 43, V) können Inversionen überhaupt nicht auftreten. Sie sind ebenso spiegelbildlich wie linke und rechte Hand, ihre Einreihung unter die Asymmetrien ist ungerechtfertigt. Man unterscheidet gleichsinnig (homonym, = rechts rechtsgewunden, links linksgewunden) und ungleichsinnig (heteronym, = re li — li re) *bistrophe* Merkmale. Ein Übergang zwischen beiden ist nur im Laufe der Phylogenie möglich, indem sich z. B. ein heteronymes Gehörn bis zur *Planspiralität* abflacht und nach dem Modus der *Hyperstrophe* weiter bis zur *Gleichsinnigkeit* aufwindet. Hingegen ist ein Umschlag von ungleichsinnig zu gleichsinnig, wie ihn z. B. KOCH für den Fall *Schraubenziege* — *Hausziege* andeutet, unsinnig.

c) Existenzbeweise für geno- und phaenotypische Inversionen. Erbgang der Asymmetrieform.

Findet man z. B. von der regulärerweise rechtsgewundenen Hainschnecke *Cepaea nemoralis* in Irland eine subfossile Kolonie von 2000 inversen Individuen oder in einem Tümpel fast ausschließlich linksgewundene *Lymnaen* (z. B. *L. peregra*) — die Zahl solcher Beispiele ließe sich leicht vermehren (RLP § 19, e) —, so ist die Vermutung, diese Populationen hätten von einem oder von wenigen genotypisch inversen Exemplaren ihren Ausgang genommen, sehr begründet. Der gleichen Deutung wird man beipflichten, wenn von einer rezenten rechtsgewundenen Schneckenart Fundorte bekannt sind, an denen sie ausschließlich linksgewunden vorkommt. Ferner kann der Fall eintreten, daß die Tiere der inversen Kolonie im Laufe der Zeiten auch in anderen Merkmalen von den Ausgangsformen abzuweichen begannen, daß sich z. B. die Zahl der Umgänge vergrößerte. Einen solchen Fall hat FLACH für die sehr windungskonstante *Clausilia leucostigma* beschrieben: auf der einen Seite eines Berges der Abruzzen fand er nur reguläre Tiere, auf der anderen Seite nur inverse, die wegen der erhöhten Zahl der Umgänge als neue Rasse anzusprechen waren. Ein ganz ähnlicher Fall ist neuerdings für eine andere *Clausilia*-Art bekannt geworden. Finden wir schließlich innerhalb einer formenreichen systematischen Gruppe, deren Angehörige durch den Besitz eines asymmetrischen Merkmals ausgezeichnet sind, 1 oder 2 Arten, die dieses Merkmal im Gegensatz zu allen anderen invers aufweisen, die sich im übrigen aber von den regulären Arten kaum unterscheiden, so wird man wohl annehmen, daß diese Arten durch genotypische

Inversion aus den regulären Stammformen entstanden sind, wobei, wie bei der Rassen- und Artbildung überhaupt, ein gewisses Maß von Isolation hinzukommen mußte. Man könnte hierfür eine große Zahl von Beispielen aufzeigen (RLP § 43), von den Protozoen an, wo es unter den Foraminiferen, Flagellaten (Hypermastiginiden) und Infusorien (besonders Tintinnodea) inverse Arten gibt, bis herauf zu den Fischen (Pleuronectiden). Bisweilen ist die Asymmetriiform nur eines der vielen Merkmale, die verwandte Arten trennen: So ist unter den 10 sicheren Arten des

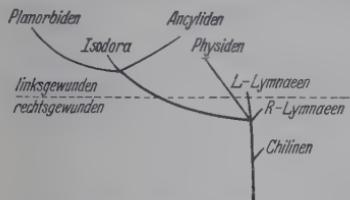


Abb. 2. Schematischer Stammbaum der Süßwasser-Lungenschnecken (Hygrophila). Unter den Ancyliiden besitzen die Gattungen *Ancylus* und *Pseudancylastrum* Rechtsorganisation.

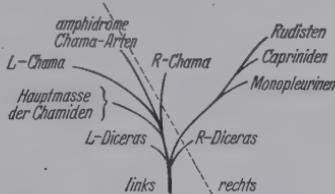


Abb. 3. Die Muscheln dieser größtenteils fossilen Gruppe sind mit einer Klappe (L oder R) aufgewachsen.

Genus *Paramecium* die Schraubenbahn bei 9 von ihnen links-gewunden, nur bei *P. calkinsi* rechtsgewunden. Als besonders instruktives Beispiel sei schließlich die Copepodengattung *Pleuro-mamma* angeführt: Sie zeigt im männlichen Geschlecht nicht weniger als 5 Asymmetrien, von denen 2 für die Gattung selbst spezifisch sind (Pigmentknopf, 2. Beinpaar):

<i>Pleuromamma</i> -♂ (Cop., Centropag.)	<i>abdominalis</i> , <i>xiphias</i>	<i>gracilis</i> <i>borealis</i>	<i>indica</i>	<i>robusta</i> <i>quadrungulata</i>
Greifantenne	R	L	R L	L
Geschlechtsöffnung . .	L	R	L R	R
Spermaüberträger am 5. Beinpaar	L	R	L oder R	R
Pigmentknopf	L	R	L R	R
Haken am 2. Beinpaar	L	R	beiderseits	beiderseits

Hierbei ist *P. indica* mit örtlich verschiedener *R-L*-Verteilung wahrscheinlich die primitivste Art. — Liegt eine genotypische Inversion weit zurück, so kann unter günstigen Bedingungen eine kleine inverse Gruppe zu einem formenreichen Stammbaumzweige auswachsen. So kennen wir unter den Schnecken die sehr artenreichen Familie der Clausiliiden mit fast ausnahmsloser Linkswindung sowie den fast rein inversen Zweig der Süßwasserpulmonaten (Abb. 2), unter den fossilen Muscheln mit Seitenlage und hierdurch bedingter Körperasymmetrie den inversen Zweig der Monopleurinen — Capriniden — Rudisten (Abb. 3) usw.

Direkte Beweise für die Existenz genotypischer Inversionen brachten BOYCOTT, DIVER und ihre Mitarbeiter. Sie begannen ihre Versuche mit 4 linksgewundenen Exemplaren der normalerweise rechtsgewundenen Schneckenart *Lymnaea peregra* und züchteten im Laufe mehrerer Jahre über 6000 Nachkommenschaften mit über eine Million Individuen heran (bis F_{10}). Aus den Stammbäumen geht mit Sicherheit hervor, daß es sich bei den Ausgangstieren um genotypisch inverse Exemplare gehandelt hat. Denn sie führten zu rein inversen Stämmen. Innerhalb dieser traten ab und zu genotypische Rückinversionen zum Regulären ($L \rightarrow R$) auf, innerhalb der Rechtsstämme viel seltener neue Inversionen $R \rightarrow L$. Die Existenz solcher Rückinversionen läßt sich auch aus systematischen Befunden ableiten. So gibt es unter der sehr artenreichen Linkserfamilie der Clausiliiden wenige Species, die rechtsgewunden sind. Diese haben keineswegs primitiven Charakter, vielmehr steht jede von ihnen gewissen L -Arten sehr nahe, so daß man auch für ihre Entstehung Rückinversionen annehmen muß. Von einer dieser Arten, *Cl. livida*, sind nun gelegentlich L -Individuen gefunden worden, wahrscheinlich allerdings phaenotypischen Charakters; hier würde es sich um eine drittmalige Inversion handeln, wie solche ja auch in den Boycottschen Zuchten auftraten. Auch bei den R -Arten *Ancylus* und *Pseudancylastrum* unter den Hygrophila (Abb. 2) muß es sich um sekundär reguläre Formen handeln, und andere Beispiele finden sich unter den Infusorien bezüglich der Schraubenbahn, unter den Plattfischen usw.

Für die Existenz phaenotypischer Inversionen sprechen zunächst, wenn auch vielleicht nicht völlig überzeugend, Zuchtversuche mit inversen Tieren, wenn in deren Nachkommenschaft selbst bei strengster Inzucht und weit über die F_2 hinaus nur reguläre Tiere auftauchen, oder höchstens ab und zu ein inverses Tier darunter, das sich bei weiterer Prüfung ebenso phaenotypisch invers verhält wie die Ausgangstiere. Solche Versuche wurden verschiedentlich an *Helix*-Arten vorgenommen (RLP § 19f₁), hier allerdings kaum über die F_1 hinaus, hingegen bis zur F_4 und weiter von BOYCOTT und seinen Mitarbeitern an *Lymnaea* und von mir an Bettwanzen (bez. des RIBAGASchen Organs). Im Schema gibt eine Zucht, in der phaenotypische Inversionen auftauchen, folgendes Bild:

invers \times invers

F_1 : viele regulär, einige invers
 ← Paarung beliebiger Geschwister oder Selbstung

F_2 : viele regulär, einige invers
 ← Paarung beliebiger Geschwister oder Selbstung

F_3 : viele regulär, einige invers
 ← Paarung beliebiger Geschwister oder Selbstung

usw.

Ein weiterer Beweis für die Existenz phaenotypischer Inversionen liegt in der Tatsache, daß aus Eiern oder jüngsten Keimen, auf die man schädigende Faktoren einwirken läßt, viel mehr inverse Tiere hervorgehen als in den zugehörigen Kontrollen; und es wäre ja absurd anzunehmen, daß durch leichte Schädigungen eines Keims die Erbmasse der später von diesem erzeugten Keimzellen stets im gleichen Sinne verändert würde. Solche Versuche liegen zunächst an Echinodermenlarven vor, die ja normalerweise nur auf der linken Seite ein ausgebildetes Axohydrocoel besitzen; doch hat man auch in Planktonproben verschiedentlich Larven mit inversem oder doppeltem Axohydrocoel beobachtet. Bereits die künstliche Aufzucht solcher Larven bedeutet eine unnatürliche Umgebung und bedingt ein erhebliches Ansteigen der Prozentsätze inverser und doppelcoelomiger Larven. Weitere schädigende Einflüsse, wie vorübergehende niedrige Temperatur, Hyper- oder Hypotonie des Mediums erhöhen den Inversen-Prozentsatz beträchtlich (bis 35 %), daneben treten, gleichfalls in vergrößerter Häufigkeit gegenüber den Kontrollen, doppelcoelomige Larven und schließlich solche ohne jedes Axohydrocoel (Nullformen) auf (NEWMAN, MACBRIDE, OHSHIMA, RUNNSTRÖM). Ebenso konnte man die Häufigkeit inverser Keime von *Ascaris* erheblich erhöhen, indem man auf die Eier schädigende Faktoren einwirken ließ (Zentrifugieren, Hitze, Kälte, O₂-Entzug, ultraviolettes Licht [?]; BOVERI, BONFIG, DUNSCHEN), und schließlich konnte man am Hühnchenkeim durch verschiedenartige Schädigungen Situs inversus erzielen (§ 9). Mit diesen experimentellen Ergebnissen steht im Einklang, wenn in der Literatur verschiedentlich berichtet wird, inverse Exemplare traten vorzugsweise im Pejus der betreffenden Art auf (z. B. STEUER bez. *Pleuromamma*-Arten).

Am Schlusse sei noch auf zwei Versuchsreihen näher eingegangen, die das Nebeneinander von phaeno- und genotypischen Inversionen deutlich zeigen: diejenige DUNSCHENS an *Ascaris* und die bereits mehrfach erwähnte BOYCOTTS und seiner

Mitarbeiter an *Lymnaea*. Für das Verständnis der ersten ist eine kurze Rekapitulation der Ontogenie von *Ascaris* erforderlich.

Aus der befruchteten Eizelle geht zunächst durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen das T-förmige 4-Zellenstadium hervor (Abb. 4b). Durch Schwenkung des T-Stiels entsteht ein Rhombus, dessen Ebene der Symmetrieebene des späteren Tiers entspricht, und auch rechts, links, vorn, hinten sind schon festgelegt (Abb. 4c). Durch Teilung der beiden ektodermliefernden Zellen *A* und *B* entsteht ein symmetrischer 6-Zellner (Abb. 4d). Dann verschieben sich die Zellen des oberen Quartetts gegeneinander, es kommt zum asymmetrischen 6-Zellner der Abb. 4e, und diese hier erstmals auftretende Asymmetrie lässt sich bis zum

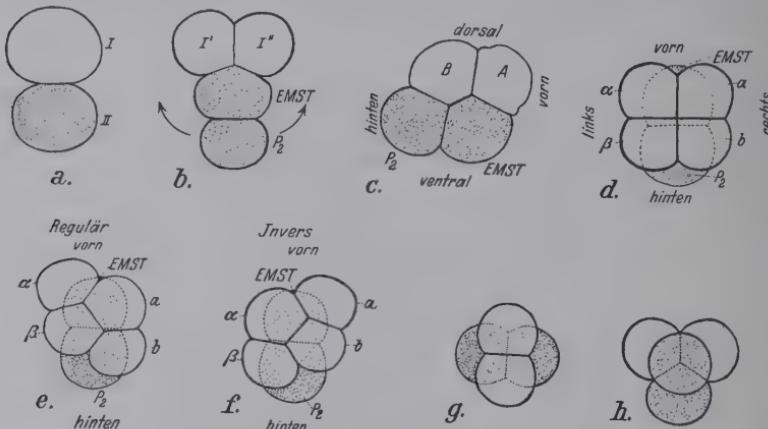


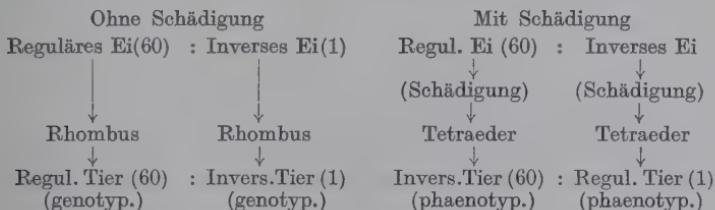
Abb. 4. Embryonalentwicklung von *Ascaris megaloccephala*. a 2-Zellen-Stadium, b T-Stadium, c Rhombus, d noch symmetrischer 6-Zellner, e regulärer asymmetrischer 6-Zellner, f inverser asymmetrischer 6-Zellner, g, h Tetraeder. (Nach DUNSCHEN.)

fertigen Tiere verfolgen. Im Verhältnis 1:63 treten aber auch inverse 6-Zellner auf (Abb. 4f), die sich fortan streng spiegelbildlich zu den regulären entwickeln und sehr wahrscheinlich zu inversen Volltieren führen. Denn auch unter diesen findet man, z. B. kenntlich an der *R*- oder *L*-Lage des Kerns der großen Exkretionszelle, reguläre und inverse Tiere, in einem ungefährigen Verhältnis 1:40. (Die Erhöhung des Inversen-Prozentsatzes zwischen Keim und Volltier ist sekundär bedingt, DUNSCHEN). — Bei einem geringen Teil der Keime entwickelt sich aber, was für das folgende von Bedeutung ist, aus dem 2-Zellenstadium kein Rhombus, sondern ein »Tetraeder« (Abb. 4g, h). Dieser kann sich entweder (unechter Tetraeder) nachträglich zu einem Rhombus ordnen, der sich dann in der geschilderten Weise in einen 6-Zellner verwandelt oder (echter Tetraeder) sich direkt zu einem 6-Zellner entwickeln.

DUNSCHEN konnte nun, indem er Befunde ZUR STRASSENS ergänzte und dessen Überlegungen weiterführte⁸, auf indirektem

⁸ Die Debatte, ob die Embryonalentwicklung von *Ascaris* reinen Mosaikcharakter besitzt (ZUR STRASSEN, DUNSCHEN, HSLÄ) oder ob vorn und hinten (4-Zellenstadium) epigenetisch bestimmt wird (BOVERI, BONFIG), ist für unsere Überlegungen von geringerer Bedeutung (RLP § 14). Durch die Befunde HSLÄS scheint ZUR STRASSENS Ansicht endgültig bewiesen zu sein.

Wege zeigen oder zumindest sehr wahrscheinlich machen, daß es befruchtete Eizellen mit regulärem und solche mit inversem Genotypus geben muß, d. h. Eizellen, die infolge der in ihrer Erbmasse enthaltenen Anlagen die Tendenz besitzen, sich unter normalen Bedingungen regulär bzw. invers zu entwickeln. Normalerweise führen erstere über die Stadien des Rhombus und des regulären 6-Zellners zu einem genotypisch regulären Tier, letztere, die etwa 60mal seltener sind, gleichfalls über das Rhombusstadium, das sich dann zu einem inversen 6-Zellner umbildet, zu einem genotypisch inversen Tier. Unter gewöhnlichen Bedingungen selten, viel öfter nach schädigenden Einflüssen, tritt statt des Rhombus ein echter Tetraeder auf und mit seiner Bildung ist Asymmetrieumkehr verknüpft; nicht so vorzustellen, daß Lagerung zum Tetraeder Inversion hervorruft, sondern daß sie ein Anzeichen stattgehabter phaenotypischer Inversion darstellt. Werden reguläre und inverse Keime gleich oft phaenotypisch invertiert, so muß das Verhältnis regulär: invers bei den aus Rhomben entstandenen Keimen etwa 60:1, bei den aus Tetraedern entstandenen 1:60 betragen:

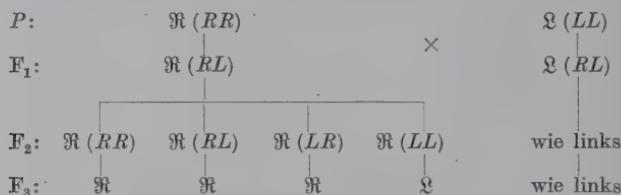


Dies ist tatsächlich der Fall, und so ist nicht nur die Voraussetzung bewiesen, sondern es läßt sich beispielsweise auch schließen, daß unter den erwachsenen Inversen vermutlich $\frac{2}{3}$ geno-, der Rest phaenotypisch invers ist, oder daß unter den regulären Tieren etwa jedes 5000. phaenotypisch regulär ist.

BOYCOTT und seine Mitarbeiter konnten durch ihre Lymnaeen-Zuchten beweisen, daß bei dieser Schnecke *R*- und *L*-Windung durch ein mendelndes Allelenpaar *RL* bestimmt wird, wobei *R* über *L* dominiert. Nur liegt der Modus der verzögerten Vererbung (delayed inheritance⁹⁾ vor, welcher besagt, daß der Windungssinn eines Tieres nicht durch seinen eigenen Genotypus bestimmt wird, sondern durch denjenigen seiner Mutter. Besitzt diese den Genotypus *RR*, *RL* oder *LL*, so gilt das gleiche für alle in ihr ent-

⁹ Weitere Beispiele dieses Erbmodus sind bei LUDWIG (1935) aufgeführt.

stehenden noch unreduzierten (diploiden) Oocyten. Bereits in diesen wird die Asymmetriiform des künftigen Tieres festgelegt (*R*- und *L*-Mosaik). Aus *RR*- und *RL*-Oocyten entstehen also nur Eier mit \mathfrak{R} -Mosaik und aus diesen, ungeachtet des in den Spermien enthaltenen Gens, nur Rechtstiere, aus *LL*-Oocyten, auch wenn das befruchtende Sperma das Gen *R* enthielt, nur \mathfrak{L} -Tiere. Sämtliche Nachkommen einer Mutter sind also gleichsinnig gewunden, der Einfluß des Sperma ist um eine Generation verschoben. Die Aufspaltung tritt erst in F_3 , und zwar nicht nach Individuen, sondern nach Geschwisterschaften ein. Bezeichnet man den Windungssinn eines Tieres mit \mathfrak{R} oder \mathfrak{L} und setzt den Genotyp dahinter in Klammern, so ergibt sich nach Kreuzung eines $\mathfrak{R}(RR)$ - mit einem $\mathfrak{L}(LL)$ -Tier und nachfolgenden Selbstungen der F_1 - und F_2 -Individuen folgender Erbgang:



Die Übersichtlichkeit dieses Erbgangs kann durch das Hinzukommen phänotypischer Inversionen stark beeinträchtigt werden.

Da gerade in den anfänglichen Zuchten BOYCOTTS (1923) viele solche Inversionen auftauchten, sah man lange nicht klar, und STURTEVANT, der bereits 1923 verzögerte Vererbung vermutete, stieß auf erheblichen Widerstand; denn sein Erklärungsversuch widersprach den bis dahin vorliegenden experimentellen Ergebnissen erheblich. — Die wenigen sonst in der Literatur vorliegenden Angaben über die Vererbung des Windungssinns bei Schnecken (*Lymnaeae*, *Heliciden*, *Campeloma*, *Partuliden*, vgl. RLP § 19f) weisen gleichfalls auf den Modus verzögter Vererbung hin. Es genügt hier, auf die von MAYER und CRAMPTON untersuchten Partuliden hinzuweisen. Diese sind lebendgebärend, im Uterus jedes Tiers findet man 1 oder 2 Junge. Unter ca. 3000 solchen »Würfen« waren in der Mehrzahl die Jungen muttergleich gewunden, 184mal unter 1133 Fällen der Mutter entgegen gesetzt, und nur im ganzen 5 Elterntiere, die überdies an der gleichen Stelle gesammelt worden waren, enthielten je ein rechts- und ein linksgewundenes Junges. Hier muß also je eines von beiden phänotypisch invers gewesen sein. — Können \mathfrak{R} - und \mathfrak{L} -Schnecken nicht miteinander copulieren, was häufig (z. B. *Heliciden*, nicht aber *Lymnaeae*) der Fall ist, und treten in einer Rechtspopulation auch genotypische *L*-Tiere auf, so wirkt das Paarungsverbot zwischen \mathfrak{R} und \mathfrak{L} zunächst einer Ausbreitung des *L*-Gens entgegen. Denn ein erheblicher Teil der dieses Gen (ein- oder zweimal) führenden Tiere wird linksgewunden sein und infolge Partnermangels ohne Nachkommen sterben. Hat das *L*-Gen aber einmal eine gewisse Häufigkeit (z. B. 5%) erreicht, so wirkt das Paarungsverbot fördernd

auf die Ausbreitung des *L*-Gens, weil die Linkstiere »unter sich« bleiben, so daß die Entstehung inverser Populationen, Rassen usw., sowie auch von amphidromen Arten begünstigt wird¹⁰.

Ist für Schnecken also auf genetischem Wege bewiesen, daß bereits in der unbefruchteten Eizelle die Asymmetriiform des späteren Tieres vorgebildet ist — von der seltenen Möglichkeit einer phaenotypischen Inversion abgesehen —, so sind die früheren Behauptungen, in den unbefruchteten Eizellen eine *R*- bzw. *L*-Intimstruktur an der Form der bei der Richtungskörperbildung auftretenden Plasmastrahlungen zu erkennen (vgl. RLP § 19 g), neuerdings durch WEIGMANN widerlegt worden. An der Stellung der ersten Teilungsspinde im befruchteten Ei aber ist der Windungssinn des späteren Tieres bereits ablesbar.

Unsere Kenntnisse über den Erbgang anderer genotypischer Asymmetrien oder von natürlichen Asymmetrien überhaupt sind noch sehr dürftig. Das wenige, was bekannt ist, betrifft solche vom razemischen und amphidromen Typus. In § 5d wird darauf kurz eingegangen.

d) Genotypische und phaenotypische Doppelformen.

Von Doppelformen sprechen wir bei solchen Individuen, die eine normalerweise nur in der Einzahl vorhandene natürliche Asymmetrie doppelt, und zwar einmal in der *R*- und einmal in der *L*-Form aufweisen (§ 2). Auch hier gibt es eine phaenotypische und eine genotypische Verdoppelung. Man beweist ihre Existenz nach den gleichen Methoden wie diejenige der beiden Sorten von Inversionen. So wurde bereits im vorigen Abschnitt erwähnt, daß als Folge unnatürlicher Bedingungen neben der Zahl der inversen auch die der doppelcoelomigen Echinodermenlarven beträchtlich erhöht werden kann — NARSASIMHAMURTI hat erst kürzlich über Erzeugung solcher Doppellarven (30 %) berichtet —, und andererseits konnte ich durch Zucht von Bettwanzen mit doppeltem RIBAGASchem Organ (Abb. 6) bis zur F_4 den phaenotypischen Charakter dieser Verdoppelung erweisen. Für den Existenzbeweis genotypischer Verdoppelung zieht man wieder Befunde der Systematik zu Rate. Die Trematoden besitzen einen verwickelten Geschlechtsapparat, der in der Einzahl vorhanden und meist asymmetrisch gelagert ist; totale Inversionen, mit denen auch eine solche des Darmsystems verbunden ist, sind sehr häufig (»Amphitypie«). Auch die meisten Bandwürmer besitzen in jeder Proglottide einen einfachen Genitalapparat, wobei *R*- und *L*-Form nach Art der in Abb. 1 gegebenen Diagramme über die Strobila verteilt sein können. Unter den in Warmblütlern parasitierenden abgeleiteten Bandwürmern aber gibt es einige mit doppeltem

¹⁰ Diese Folgerung wurde in RLP § 19 abgeleitet, ohne daß ich damals von dem verzögerten Erbmodus der Schneckenwindung Kenntnis hatte.

Genitalapparat, also mit *R*- und *L*-Form zugleich in jeder Proglottide (Abb. 5). Hier liegt also genotypische Verdoppelung vor.

Für die Entstehung der Doppelformen muß man annehmen, daß *R*- und *L*-Tendenz gleichzeitig manifest werden. Gelegentlich, wenn z. B. ein in Wegfall gekommener Partner eines ursprünglich paarigen Organs wieder auftritt, wie beim Axohydrocoel der Seeigellarven, beim Ovar von *Gyratrix* (§ 2) oder wenn beim Flußkrebs die nur links- oder rechtsseitig entwickelte Arteria sternalis einmal doppelseitig auftritt, könnte man zwar einen »Rückschlag« zum Ursprünglichen annehmen, wie dies z. B. im

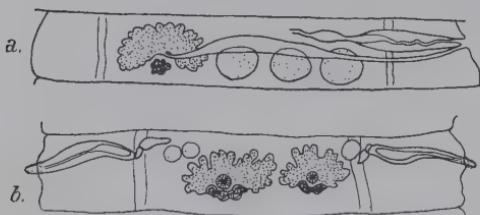


Abb. 5. a Bandwurm mit einfacherem, b mit verdoppeltem Genitalapparat. Gezeichnet ist je eine Proglottide. (Nach FUHRMANN.)

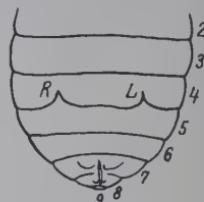


Abb. 6. Hinterleib eines Bettwanzen-♀ mit doppeltem RIBAGASchem Organ, ventral gesehen. Normalerweise ist nur das rechte (R) ausgebildet. (Modif. nach HASE.)

Falle der Echinodermenlarven v. UBISCH gelegentlich tat. Indessen sind jene Fälle, in denen die Doppelseitigkeit nicht das Ursprüngliche war, wo also von Anfang an ein unpaares asymmetrisches Organ bestand, weitaus zahlreicher. Die doppelporigen Bandwürmer, Bettwanzen-♂ mit regulärem (nach rechts gerichtetem) und inversem Penis¹¹ wie überhaupt alle Fälle, in denen Verdoppelung zu einer Art partieller Zwillingsbildung führt (z. B. menschlicher Haarwirbel: Doppelwirbel) gehören hierher.

Wird ein unpaares, asymmetrisches und median gelegenes Gebilde verdoppelt, tritt also eine Art partieller Zwillingsbildung ein, so braucht das neue nicht unbedingt spiegelbildlich sein (vgl. § 9, z. B. menschlicher Haarwirbel). Ist jedoch von einem ursprünglichen Merkmalspaar normalerweise nur der eine Partner erhalten, und tritt der verloren gegangene wieder auf, so wird dessen Asymmetriiform spiegelbildlich zu erwarten sein. War z. B. der normalerweise vorhandene Partner linksgewunden, so wird der neuauftretende rechtsgewunden sein usw., das so entstehende Merkmalspaar hätte also bistrophen Charakter (vgl. Abschnitt b). Von dieser fast selbstverständlichen Vermutung ist indes eine Ausnahme bekannt geworden: Vom Narwal, der im männlichen Geschlecht nur einen linken, und zwar immer linksgewundenen Stoßzahn besitzt, befindet sich

¹¹ 2 solche ♂ sandte mir Herr Professor A. HASE (Berlin-Dahlem), dem ich auch an dieser Stelle herzlich danke.

im Hamburger Museum ein Exemplar mit linkem und rechtem Zahn, die aber beide linksgewunden sind¹². Es empfiehlt sich, vorerst keine Erklärung zu versuchen. Nur auf zwei andere, vielleicht hierhergehörige Befunde sei hingewiesen: Nach GADOW (1879) sind die Spiralfalten in den beiden Blinddärmen von *Struthio* gleichsinnig gewunden; RIETSCHEL fand, daß die 4 schraubig gewundenen Exkretionskanäle des Bandwurms *Hymenolepis inhamata* entweder alle rechts- oder alle linksgewunden sind (ersteres Regel, letzteres einmal beobachtet).

e) Stabile und labile Rassen. Tiergruppen mit hoher Labilität der Asymmetrieform.

Der Inversen-Prozentsatz ist im Durchschnitt für jede Art eine konstante Größe. Eine genauere Analyse läßt erkennen, daß es auch innerhalb der gleichen Art Rassen mit kleinerer oder größerer Inversenhäufigkeit geben kann, die ich als — bezüglich der Asymmetrieform — stabil bzw. labil bezeichnet habe (LUDWIG 1935). So züchtete z. B. BOYCOTT aus seinem Lymnaeen-material Linksstämme, in denen fast keine oder nur ganz vereinzelt (phaenotypische) *R*-Tiere auftraten (λ -Stämme) und andererseits solche mit erheblicher Inversenzahl (bis 25%, Durchschnitt 3,5%; λ' -Stämme). Kreuzt man ein (*RR*)-Tier mit einem Tier der λ' -Rasse (Genotypus *L'L'*), so ist im ersten Falle, entsprechend dem auf S. 38 gegebenen Schema, $\frac{1}{4}$ der F_3 -Geschwisterschaften rein linksgewunden, im zweiten Falle treten innerhalb dieser in nicht unbeträchtlicher Häufigkeit phaenotypische *R*-Tiere auf. Ferner läßt sich durch Paarung eines (*LL*)-♀ mit einem (*L'L'*)-♂ die verstärkte Inversenhäufigkeit in die bisher fast inversenfreie λ -Rasse einkreuzen, also auf dem Weg über das Sperma. Hieraus kann man schließen, daß *R*, *L* und *L'* multiple Allele sind, von denen *L* die Anlage zur Linksform mit geringer, *L'* die gleiche Anlage mit starker Neigung zu phaenotypischer Inversion bedeutet. — In ganz analoger Weise kann ich in meinen Wanzenzuchten Stämme unterscheiden, in denen keine, und andere, in denen mit bestimmter Häufigkeit phaenotypisch Inverse und phaenotypische Doppelformen auftauchen. Die entsprechenden Kreuzungsversuche sind im Gang.

Schließlich läßt sich folgendes feststellen: Es können in einer systematischen Gruppe, der eine Asymmetrie eigentlich ist (z. B. Schnecken), weite Bereiche nur aus monostrophischen *R*-Arten bestehen. Aber irgendwo treten plötzlich, innerhalb

¹² DUNCKER, Naturwiss. 21 (1933) 255, Fußnote.

eines engen Verwandtschaftskreises, schwachmonostrophe¹³, amphidrome und razemische Arten, rein inverse Arten und solche mit örtlich verschiedenem *R*-*L*-Verhältnis, und schließlich inverse Gattungen auf, und vielfach hat auch ein größerer inverser Systemzweig hier seine Wurzel. Solche engumgrenzte Verwandtschaftskreise im System habe ich als »Stellen besonders labiler Asymmetrieform« bezeichnet. Wir finden solche z. B. in der Nähe der Gattung *Diceras* unter den Muscheln (Abb. 3; RLP § 18), bei *Pleuromamma* unter den Copepoden (RLP § 21, Nachtrag), und bei den Lymnaeen ist das Kunterbunt seltener Verteilungstypen und inverser Gruppen in kaum überbietbarer Vollständigkeit beisammen.

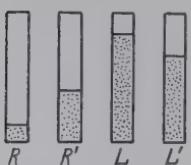


Abb. 7a. Das Stärkeverhältnis zwischen »Rechtstendenz« (weiß) und »Linkstendenz« (gestrichelt) in stabilen Rassen (*R*, *L*) und labilen Rassen (*R'*, *L'*).

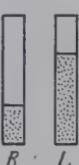


Abb. 7b. »*R*« dominiert über »*L*«, also muß *R* stabiler als *L* sein.

Versucht man das hier Mitgeteilte zu erklären, so ist fürs erste eine indifferente Ausdrucksweise ratsam. Zunächst müssen wir annehmen, daß jede befruchtete Eizelle, aus der ein mit einer erblichen Asymmetrie behaftetes Individuum hervorgehen wird, grundsätzlich befähigt ist, diese Asymmetrie sowohl in der *R*- wie in der *L*-Form hervorzubringen. Bei monostrophen Asymmetrien sind diese beiden »Tendenzen«, die eine oder andere Asymmetrieform entstehen zu lassen, ungleich stark, und dieser Unterschied ist erblich festgelegt. Schreiben wir einer stabilen Rechts-Rasse von *Lymnaea* den Genotyp *RR* zu, so haben wir uns vorzustellen, daß das »Gen« *R* ein beträchtliches Überwiegen der Rechtstendenz im Gefolge hat (Abb. 7a, Gen *R*). Durch anormale, insbesondere durch schädigende Einflüsse, kann die Rechtstendenz stark geschädigt werden, so daß die bisher unterlegene Linkstendenz die Oberhand erhält und phänotypisch inverse Tiere entstehen. Genau Umgekehrtes gilt für eine stabile Linksrasse (Abb. 7a, *L*-Gen). Stabile und labile Rassen unterscheiden sich nun offenbar durch das Maß, in dem die eine Tendenz, die andere überwiegt; ist die eine nur wenig stärker als die andere, so liegt eine labile Rasse vor (Abb. 7a, *R'* und *L'*), phänotypische Inversionen werden jetzt schon nach geringfügigen Schädigungen, also viel

¹³ Schwachmonostroph = Inversenprozentsatz 1 bis 10%; diese Verteilung ist selten.

öfter auftreten. Genotypische Inversionen kommen zustande, wenn ein *R*-Gen in ein *L*-Gen umschlägt bzw. umgekehrt. Auch dieses wird sich in labilen Rassen viel eher ereignen, und so kommt man zur Folgerung, daß dort, wo phaenotypische Inversionen relativ häufig sind, Gleiches für genotypische Inversionen gelten muß. Viele statistische Daten aus verschiedenen Tiergruppen, besonders aber die Boycottschen Zuchten bestätigen diese Regel. Weiter ergibt sich die Voraussage, daß, wenn ein Gen über das andere (z. B. *R* über *L*) dominiert, das rezessive (*L*) labiler als das dominante (*R*) sein muß (Abb. 7b); denn in den Heterozygoten (*RL*) hat ja voraussetzungsgemäß die dominante Tendenz die Oberhand. Inversionen *R* → *L* müßten also viel seltener als solche in der Richtung *L* → *R* sein, und gerade dies fiel Boycott und seinen Mitarbeitern, bezüglich geno- und phaenotypischer Inversionen, auf (»pull to right«)¹⁴. Auch

müßte die Stabilität der Heterozygoten genau zwischen derjenigen der *RR*-und der der *LL*-Tiere liegen; auch dies läßt sich, unter Berücksichtigung des »verzögerten« Erbgangs, aus den Boycottschen Zuchttafeln herauslesen¹⁴. Weiter ist anzunehmen, daß eine genotypische Inversion sich in der Regel in mehreren Mutations-schritten vollziehen wird (Abb. 8), deren erste höchstens an der gesteigerten Inversenhäufigkeit erkennbar sind. Das Zwischen-stadium (Abb. 8), in dem beide Tendenzen wenigstens ungefähr gleichstark sind, repräsentiert höchste Labilität der Asymmetriiform; solche Arten würden razemisch oder amphidrom sein oder, infolge lokaler Variation des Verhältnisses zwischen *R*- und *L*-Tendenz, an verschiedenen Orten verschiedene *R-L*-Verteilung zeigen; von hier aus können verschiedene Äste abzweigen, solche, in denen *R*- und *L*-Tendenz sich weiterhin ungefähr die Waage halten, andere, in denen die bisher inferiore oder wiederum die früher überlegene Tendenz die Oberhand gewinnt: das sind die oben

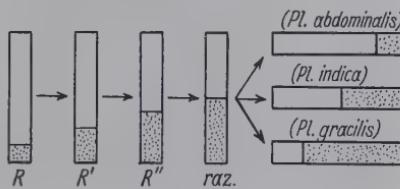


Abb. 8. Die stabile Rasse *R* wird auf mutativen Wege allmählich labiler (*R'*, *R''*), bis bei *raz* beide Tendenzen einander die Waage halten. Von hier aus können *R*-, *L*- sowie amphidrome oder razemische Zweige ausgehen (illustriert am Beispiel *Pleuromamma*).

¹⁴ Boycott und seine Mitarbeiter betrachten ihre Ergebnisse nicht in allgemeinerem Rahmen. Die hier gezogenen Folgerungen müssen aus ihren Zuchttafeln und Tabellen abgelesen werden. Die intermediäre Labilität der Heterozygoten ist daraus (wegen des Modus der verzögerten Vererbung) nur beschränkt erkennbar (vgl. auch l. c. S. 120ff.).

charakterisierten Stellen besonders labiler Asymmetrieform (vgl. Abb. 8, illustriert am Beispiel *Pleuromamma*). Alle Folgerungen unserer (möglichst indifferent formulierten) Hypothese erweisen sich also als erfüllt.

f) Die »Minderwertigkeit« der Inversen.

Dieser Ausdruck leitet sich von Befunden am Menschen her, wo auf Grund einwandfreier Statistiken feststeht, daß unter den Linkshändern die Häufigkeit von Stottern, Schielern, Taubstummen und Epileptikern, von moralisch Minderwertigen und Gefängnisinsassen sowie die Belastung mit körperlichen Degenerationszeichen ganz erheblich höher ist als unter den Rechtshändern (RLP §§ 33*f*, 36*f*, 49), und Entsprechendes gilt mit kleinerer statistischer Sicherheit für eine Reihe anderer Defekte. Da für diesen auffallenden Befund nur in sehr beschränktem Maße sekundäre Ursachen verantwortlich sind, z. B. die, daß minderwertige oder sozial schlecht gestellte Eltern die Linksveranlagung ihrer Kinder frei entfalten lassen, so bleibt die »Minderwertigkeit« der Linkser als einwandfreie Tatsache bestehen. Hinzu kommt, daß auch innerhalb der verschiedensten Tiergruppen die Inversen viel öfter mit Minderwertigkeitskriterien behaftet sind als die Regulären. Nun können doch genotypisch Inverse höchstens dann minderwertig sein, wenn mit der inversen Veranlagung ein Minderwertigkeits-»Gen« gekoppelt wäre, und es ist nicht einzusehen, warum dies innerhalb der verschiedensten Tiergruppen der Fall sein sollte. Sicher ist zwar, daß alle Inversen infolge ihrer geringeren zahlenmäßigen Häufigkeit vielfach benachteiligt sein können (Linkshänder müssen für Rechtser konstruierte Werkzeuge benutzen; *L*-Paguride findet schwer ein Gehäuse, *L*-Bettwanzen und viele *L*-Schnecken schwer einen Paarungspartner), allein diese Benachteiligung bedeutet keine Minderwertigkeit. So gelangt man zur Vermutung, daß nur die phaenotypisch Inversen es sind, die eine erhöhte Belastung mit Defekten aufweisen, und die Erfahrung bestätigt sie ausnahmslos. Totaler oder partieller Situs inversus beim Menschen, eine an sich harmlose phaenotypische Inversion, ist sehr häufig (bis 37%) mit den verschiedensten Anomalien (Rectalatresie, Hexadaktylie usw.) verknüpft (GÜNTHER). In meinen Wanzenzuchten ergab sich, daß die phaenotypisch Inversen und Doppelformen verminderte Vitalität besaßen, vielfach überstanden sie z. B. die letzte Häutung nicht. BOYCOTT berichtet, daß innerhalb der labilen λ -Lymnaeentämme (vgl. e) die Nachkommenziffer der jeweiligen Häufigkeit phaenotypischer Inversionen umgekehrt proportional ist, und daß dieser Nachkommenverlust durch erhöhte embryonale Sterblichkeit bedingt wird. Auch stieg die Zahl der Monsternachkommen proportional zur Inversenhäufigkeit. Nach DUNSCHEK gehen bei *Ascaris* aus echten Teträedern, die ja ein Indicium stattgehabter phaenotypischer Inversion darstellen, unverhältnismäßig viel Mißbildungen hervor. Ähnliches gilt für Echinodermenlarven, und umgekehrt fand SZEPSENWOL unter einer bestimmten Sorte mißgebildeter Hühnchenkeime gleich oft normalen und inversen Situs. In allen diesen Fällen handelt es sich um phaenotypische Inversionen, und so muß man wohl annehmen, daß phaenotypische Asymmetrienumkehr in einem Bruchteil der Fälle Defekte mit sich bringt. Dies muß für genotypisch reguläre wie inverse Keime gelten, die der phaenotypischen Asymmetrienumkehr anheimfallen, und daraus erklärt sich sofort (LUDWIG 1932), warum die Gesamt-

heit der Inversen stärker mit Defekten belastet ist als die Gesamtheit der Regulären. Denn nehmen wir z. B. an, es wären

genotypisch	90%	regulär,	10%	invers
in 10% der Fälle treten phaenotypische Inver-				
sionen auf	— 9%	→ + 9%		
	+ 1%	← — 1%		
man fände also	82%	Reguläre,	18%	Inverse
und falls $\frac{1}{4}$ der Invertierten mit Defekten be-				
lastet ist	$\frac{1}{4}\%$		$2\frac{1}{4}\%$,

so sind von 82% Regulären $\frac{1}{4}\%$ Belastete, von 18% Inversen $2\frac{1}{4}\%$, das Verhältnis belastet: normal beträgt unter den Regulären 1:328, unter den Inversen 1:8, ist hier also 42mal so groß. Sind Inversionen $L \rightarrow R$ häufiger als Inversionen $R \rightarrow L$ (vgl. e), so schwächt sich der Unterschied etwas ab.

Warum die phaenotypische Umkehr irgendeiner Asymmetrie gerade gewisse Defekte mit sich bringt, muß im Einzelfall geklärt werden. Für das häufige Stottern und Schießen unter Linkshändern ist dies z. B. leicht möglich (§ 12). Allgemein läßt sich sagen, daß einerseits partielle Inversionen häufig zu Defektbildung führen, da ja das inverse Stück sich einem regulären Mosaik einordnen muß (z. B. beim Wirbeltierherzen); meist aber ist der Wettstreit zwischen R - und L -Tendenz, der der vollzogenen Asymmetrienumkehr unmittelbar vorausgeht und vielfach partielle Verdoppelungen mit sich bringt (Spina bifida, Stottern usw.), für die Defekte verantwortlich (vgl. auch § 7).

§ 5. Razemische und amphidrome Verteilung.

a) Der razemische Verteilungsmodus.

Razemische Verteilung zwischen R - und L -Form ist weitaus seltener als monostrophe (Aufzählung in RLP § 47); ferner ergibt sich, daß sie nicht überall auf die gleiche Ursache zurückführbar ist. Betrachten wir zunächst den Fall individuell-razemischer Verteilung (§ 3), z. B. eine Blattwanze, die ihre Flügel überkreuzt und dabei bald den rechten, bald den linken nach oben legt, so ist hier zwar die Gewohnheit, die Flügel zu überkreuzen, erblich festgelegt — bei den Wanzen ja sogar Ordnungsmerkmal —, nicht aber (bei der Mehrzahl der Arten), welcher Flügel nach oben kommt. Dies bleibt im Einzelfall, bei jedem Zusammenlegen der Flügel, dem Zufall überlassen, worunter wir hier wie fortan das Zusammenwirken vieler kleiner im Einzelfall kaum feststellbarer Ursachen verstehen. Es liegt bei dieser Sorte razemischer Verteilung kein Anlaß vor, von R - oder L -Tendenz zu sprechen. Gleicher gilt für morphologische Asymmetrien, die an jedem Individuum oftmals vorhanden sind (§ 3; z. B. Lammwolle) und ebenso für alle »Gewohnheiten«, bei denen die R - oder L -Ausübung entweder allmählich (Beinigkeit der Papageien; Händefalten,

Arme-Überkreuzen des Menschen; § 3) oder vom erstmaligen Versuch an (Kreuzschnabel; BÖKER, HUBER, LUDWIG) konstant wird. Vielleicht gehören zu diesen razemischen Merkmalen ohne *R*- und *L*-Tendenz auch gewisse morphologische wesentlicheren Ausmaßes, z. B. die Gehäusewindung der beschalten Amoebe *Lecquereusia*, *R*- bzw. *L*-Lage von Organen bei verschiedenen Tiergruppen (s. RLP), sicher schließlich die Grundschraube der pflanzlichen Blattstellung, für die IMAI Nichterblichkeit des Windungssinns erwies.

Die razemische Verteilung dieser eben genannten Merkmale kann man eine primäre nennen und ihr eine sekundäre gegenüberstellen. Wenn z. B. unter den Tintenfischen,



Abb. 9. *R* und *L* zueinander reziprok.

die bezüglich der Hecotocotylisation monostroph sind, nur die Gattung *Illex* den Geschlechtsarm gleich oft rechts oder links besitzt, wenn es unter den Plattfischen isolierte razemische Arten gibt oder wenn beim Einsiedlerkrebs *Paguropsis*, der das Bewohnen von Schneckenhäusern aufgegeben und wieder ein symmetrisches Abdomen erhalten hat,

die Pleopoden nicht wie sonst monostroph linksseitig, sondern bald rechts, bald links entwickelt sind, so handelt es sich zweifellos um Arten, die die razemische Verteilung sekundär erworben haben. Man wird hier nicht annehmen, daß *R*- und *L*-Tendenz wieder verloren gegangen sind, sondern daß sie allmählich gleich stark wurden (Abb. 8). Hierfür spricht das Auftreten razemischer Arten gerade an den Stellen labiler Asymmetriiform (§ 4e; z. B. *Pleuromamma indica* im Indik). — Indessen kommt nicht allen razemischen Merkmalen mit *R*- und *L*-Tendenz sekundärer Charakter zu. So besitzen z. B. die Röhrenwürmer mit rechts- oder linksseitig ausgebildetem Röhrendeckel oder die razemisch-ungleichscherigen Krebse bezüglich dieser Merkmale die Fähigkeit kompensatorischer Regeneration (§ 8), für die die Anwesenheit beider Tendenzen wahrscheinlich Voraussetzung ist.

Theoretisch sind noch vier andere Verursachungen razemischer Verteilung möglich: 1. Die wohl kaum verwirklichte Vererbung der Asymmetriiform nach dem Schema der Rückkreuzung, 2. gleichviel genotypische *R*- und *L*-Tiere innerhalb einer Population, mit Copulationsverbot zwischen beiden, 3. eine bez. *R* und *L* mendelnde Population, in der sich die Phänotypen *R* und *L* eben die Waage halten, und 4. eine mendelnde Population, in der *R*- und *L*-Gen zueinander reziprok (Abb. 9) und überdies gleichhäufig sind. Fall 3 ist wahrscheinlich bei Schnecken hier und da verwirklicht.

b) Der amphidrome Verteilungsmodus.

Ebenso mannigfaltig wie der razemische kann der noch seltenere amphidrome Modus verursacht sein. Zu den in § 47 (RLP) aufgeführten 21 Fällen kommen als neue hinzu (KEILBACH): Flügellage von *Drosophila*, Flügelverschluß verschiedener Käfer (Abb. 10), Lage des Corpus allatum bei der Feuerwanze. Auch ist vielleicht der einseitige Verlauf der Arteria posterior (sternalis) der Decapoden, mindestens beim Flußkrebs, vom razemischen in das amphidrome Lager zu verweisen (DEFRETTIN). — Bezuglich seiner Verursachung sind, in leichter Modifikation des in RLP Gesagten, 6 Fälle möglich:

1. Eine dem Wesen nach monostrophe Asymmetrie mit abnormal vielen phaenotypischen Inversionen; z. B. monostropho-heterochele Krebse, wo zu den gewöhnlichen phaenotypischen Inversionen noch solche hinzukommen, die durch kompensatorische Regeneration

(Scherenumkehr) bedingt sind;

2. eine grundsätzlich razemische Asymmetrie, deren *R-L*-Verhältnis durch eine andere, monostrophe Asymmetrie leicht zugunsten von rechts oder links verschoben wird; vermutlich gehört hierher die Arciferie der Urodelen, falls die Überkreuzung der freien Ventralränder des Schultergürtels grundsätzlich razemisch ist und nur infolge asymmetrischen Drucks von seiten der Eingeweide öfter (3:2) der rechte ventral zu liegen kommt; 3. eine labile Rasse mit mehr als 10% phaenotypischen Inversionen (*Pleuromamma indica* an verschiedenen Fundorten, vgl. § 3; die Flunder, die ja nicht überall amphidrom ist); 4. genotypische *R*- und *L*-Tiere innerhalb einer Population mit Paarungsverbot zwischen beiden (hierzu vgl. den nächsten Fall!); 5. mendelnde Population mit über 10% Linkstieren (bei Schnecken, z. T. mit Fall 4 vermengt, sicher verwirklicht; wahrscheinlich gehört auch die Seitigkeit des Menschen hierher); 6. mendelnde Population, wobei *R*- und *L*-Gen zueinander reziprok (Abb. 9) sind; auch dieser Fall kann, besonders bei Schnecken, leicht verwirklicht sein. Man erkennt, daß die Fälle 4 bis 6 gewissen Fällen des razemischen Typus (s. o.) analog sind, daß letztere nur Spezialfälle der ersteren darstellen.

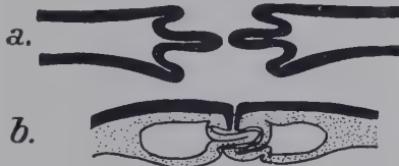


Abb. 10. Flügeldeckenverschluß bei Käfern. *a* die Medianränder der noch weichen Flügeldecken (Schema), *b* Flügelverschluß nach Erhärzung der Decken (die linke Zunge liegt über der rechten). (Nach CORSET aus KEILBACH.)

Beim amphidromen Typus kommt es merkwürdigerweise dreimal vor, daß das *R-L*-Verhältnis einer Asymmetrie in beiden Geschlechtern verschieden ist. So stimmen die Autoren überein, daß die (nach den üblichen Methoden ermittelte) Linkshändigkeit im männlichen Geschlecht doppelt so häufig ist als im weiblichen (RLP § 33f₂). Da indes die übrigen Komponenten der Seitigkeit (vgl. § 12) in beiden Geschlechtern gleichhäufig zu sein scheinen (und auch auf Grund anderer Indizien), liegt die Vermutung nahe, daß im weiblichen Geschlecht, das ja Fremdeinflüssen viel leichter zugänglich ist, durch Erziehung in Schule und Elternhaus ein größerer Bruchteil der geborenen Linkser in solchem Grade zur Rechtshändigkeit umgestimmt wird, daß die ursprüngliche Veranlagung mit den üblichen Methoden (»Händigkeitsindizien«) nicht mehr festgestellt werden kann (LUDWIG, RLP). — Innerhalb der Copepodengattung *Pleuromamma* erweist sich die *R*- oder *L*-Lage des unpaaren Pigmentknopfes im weiblichen Geschlecht viel labiler als im männlichen. Nun ist dieser Knopf bei den ♀ die einzige Asymmetrie, bei den ♂ aber mit 4 weiteren Asymmetrien erheblichen Ausmaßes gekoppelt; und es scheint die (bisweilen allerdings durchbrochene) Regel zu gelten, daß durch Koppelung mit anderen Asymmetrien die Stabilität der Asymmetriiform erhöht wird (vgl. § 6). — Bei der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus*) schließlich liegt im Durchschnitt über 20000 Exemplare (LUDWIG 1931, KEILBACH) der rechte Flügel im männlichen Geschlecht öfter als bei den ♀ oben. Die Ursache hierfür konnte noch nicht ermittelt werden.

c) Örtlich verschiedene *R-L*-Verteilung.

Solches kann zustande kommen, wenn aus wenigen inversen Exemplaren einer regulären Art, durch wenigstens vorübergehende Isolierung, eine inverse Population entsteht. Diese kann klein bleiben oder im Laufe der Zeiten die reguläre Ausgangspopulation an Individuenzahl einholen oder sogar überflügeln. Die Schnecken liefern hierzu die verschiedensten Beispiele (vgl. § 4c u. RLP § 19e). Es ist bei diesem Typus möglich, daß sowohl die reguläre wie die inverse Rasse stabil ist. — Örtlich verschiedene *R-L*-Verteilung wird ferner solchen Arten zukommen, deren Verhältnis zwischen *R*- und *L*-Tendenz örtlichen Schwankungen unterliegt. Sind diese gering, so kann z. B. die reguläre Tendenz überall die Oberhand behalten; nur die Inversenhäufigkeit wird dann von Ort zu Ort variieren. Hierfür liefert vermutlich die Flunder ein Beispiel, von der monostrophe Rechts-Fänge und solche mit amphidromen *R-L*-Verhältnis (25%–35% *L*) bekannt sind. Schwankt das Verhältnis zwischen *R*- und *L*-Tendenz stärker, so daß hier die eine, dort die andere das Übergewicht besitzt, während an drittem Ort beide etwa gleich stark sind, so kann die *R-L*-Verteilung zwischen *R*-monostroph und *L*-monostroph beliebig variieren. *Pleuromamma indica* (§ 3) dürfte hierher gehören. Schließlich ist es möglich, daß mendelnde Populationen mit verschiedener Häufigkeit der Gene

R und *L* existieren, was für Schnecken (Partuliden z. B.) wahrscheinlich ist. In anderen Fällen (z. B. bei der Muschel *Lithodomus aristatus*, vgl. RLP) fehlen alle Anhaltspunkte.

d) Der Erbgang beim razemischen und amphidromen Typus.

Die Überlegungen dieses Abschnitts ergaben, daß razemische und amphidrome Verteilung auf verschiedene Weise zustande kommen kann, daß also nicht wie beim monostrophen Typus aus dem empirischen Zahlenverhältnis zwischen *R*- und *L*-Form bindende Rückschlüsse auf den Genotypus gezogen werden können. Wie die razemische oder amphidrome Verteilung im Einzelfalle zustande kommt, d. h. welcher der oben aufgeführten »Fälle« statthat, kann meist nur durch Kombination verschiedenartiger Daten erschlossen werden: aus dem Charakter des betreffenden asymmetrischen Merkmals, aus seiner *R-L*-Verteilung bei verwandten Arten, und schließlich aus dem Erbgang. Über letzteren liegen allerdings nur spärliche Daten vor.

Bei einem individuell-razemischen oder einem solchen razemischen Merkmal, bei dem wir noch keine »Tendenzen« annahmen (z. B. Kreuzschnabel), wird in der F_1 ein razemisches Verhältnis zu erwarten sein, gleichgültig, ob beide Eltern Rechts-, Links- oder verschiedene Asymmetrieformen aufwiesen. Die Versuche IMAIS über die Vererbung der schraubigen Blattstellung bei Pflanzen sowie statistische und Zwillingsbefunde über das Händefalten des Menschen (LUTZ, WIENER; v. VERSCHUER 1932) bestätigen diese Vermutung. Der gleiche »Erbgang« wird sich für jene razemischen Merkmale ergeben, bei denen *R*- und *L*-Tendenz gleichstark sind. Hingegen wäre in den übrigen Fällen razemischer Verteilung ein Einfluß der Asymmetrieform der Eltern auf die der Nachkommen zu erwarten, doch liegen Versuche dieser Art nicht vor.

Beim amphidromen Modus sind einige merkwürdige Fälle bekannt, in denen das *R-L*-Verhältnis innerhalb einer Generationenfolge konstant und von der Asymmetrieform des jeweiligen Elternpaares unabhängig ist.

LARRABEE fand, daß beim Lachs *Salvelinus fontinalis* *R*- über *L*-Chiasma im ungefährten Verhältnis 6:4 überwiegt, ob es sich nun um Nachkommenschaften aus *R-R*-, *R-L*-, *L-R*- oder *L-L*-Pärchen handelte. Er stellte, von den ausnahmsweise sehr kleinen Nachkommenschaften dreier *L-L*-Pärchen der F_2 abgesehen, für *Gadus morrhua* das gleiche fest (5000 Tiere). Ganz Entsprechendes fand COMPTON

für die Faltung des ersten Blattes der Gerste; in 8 Rassen überwog durch Generationen *R*- über *L*-Faltung im ungefähren Verhältnis 58:42 (12401 Pflanzen). Für *Drosophila* ergab sich, von einem Pärchen abgesehen, konstantes Überwiegen der Oberlage des rechten Flügels (KEILBACH), und schließlich brachten *Pyrrhocoris*-Fänge in aufeinanderfolgenden Jahren (24000 Tiere) sowie Erbversuche (LUDWIG 1931, KEILBACH) im Durchschnitt ein ähnliches Ergebnis zutage; gewisse Indizien wiesen hier allerdings auf einen elterlichen Einfluß (durch Fremdfaktoren gestörte mendelnde Vererbung?) hin.

Als Grund für eine solche „konstante“ Vererbung eines amphidromen *R-L*-Verhältnisses läßt sich vorläufig nur vermuten, daß einer der drei (unter *b* als 1, 2, 3 aufgeführten) Typen des amphidromen Modus vorliegt, bei denen alle Tiere gleichen Genotypus besitzen und ein elterlicher Einfluß nicht zu erwarten ist. Für die angeführten Beispiele käme Typ 1 in Frage. In den restlichen Typen müßte sich allerdings die Asymmetriiform mendelnd vererben und die Ergebnisse an Partuliden (§ 4c) weisen in diese Richtung. Auf die umstrittene Vererbung der menschlichen Seitigkeit sei (§ 12) verwiesen; auch die Vererbung der Haarwirbeldrehung ist noch völlig unklar.

§ 6. Verschiedene Asymmetrien am gleichen Tier (Koppelung oder Unabhängigkeit). Phylogenetische Fragen.

An jedem Individuum können mehrere echte Asymmetrien von verschiedener *R-L*-Verteilung vorhanden sein; als Beispiel diene der Mensch mit monostrophem Eingeweise-Situs, amphidromem Haarwirbel und razemischen Gewohnheiten (Händefalten). Solche Asymmetrien sind voneinander unabhängig. Es können auch mehrere monostrophe Asymmetrien vorhanden sein, und wir bezeichnen zwei von ihnen als voneinander unabhängig, wenn jede von ihnen durch gesonderte Inversion umschlagen kann und gleichzeitige Inversion beider nicht öfter vorkommt als zufallsgemäß zu erwarten ist; hingegen als gekoppelt, wenn gleichzeitiges Umschlagen die Regel darstellt oder mindestens wesentlich häufiger als zu erwarten eintritt.

Beispiele für Unabhängigkeit. Die inversen Exemplare der monostrophen Plattfisch-Arten, z. B. linksäugige Schollen, sind nur bez. der Seitenlage invers, besitzen regulären Situs und reguläres Chiasma opticum. Ganz Analoges kommt bei pleurothetischen Muscheln vor. Beim Bandwurm *Hymenolepis in�amata* sind Gestalt des Genitalapparats (*R*- oder *L*-Mündung) und Schraubungssinn der Nierengefäße monostroph; RIETSCHEL fand ein nur bezüglich der Gefäße inverses Exemplar und ein anderes, bei dem nur der Geschlechtsapparat (aller Proglottiden) invers war. Den Corixiden sind 6 monostrophe Asymmetrien eigenständlich: Darmitus, Maxillengestalt, Lagekonstanz der Ober- und Unterflügel, genotypischer Pigmentverlust am bedeckten Oberflügel und bei den ♂ das asymme-

trische Hinterende (Segmente, Copulationsapparat, Muskeln). Ein von KEILBACH gefundenes inverses Exemplar von *Corixa nigrolineata* war nur bez. des letzten genannten Asymmetriekomplexes invers. Handelte es sich bei den bisherigen Beispielen sehr wahrscheinlich um phaenotypische Inversionen, so stellt die Gruppe *Macrocorixa* einen Ast dar, der von den übrigen Corixiden durch genotypische Inversion der eben genannten Asymmetrie abgezweigt ist. Die Chamiden (Muscheln) liegen teils mit der rechten, teils mit der linken Klappe der Unterlage auf; das Schloß ist aber bei allen Arten, die Gattung *Chama* selbst ausgenommen, gleichsinnig asymmetrisch; Schloßasymmetrie und Seitenlage sind also bez. genotypischer Inversionen voneinander unabhängig. — Auch phaenotypische Verdopplung kann nur eine mehrerer Asymmetrien betreffen: Wanzen mit doppeltem RIBAGASchem Organ, aber regulärem Situs; Menschen mit Doppelwirbel; Beispiele bei *Pleuromamma* (STEUER).

Über die Koppelung von Asymmetrien und ihre Entstehung konnte ich (RLP § 48) vier Regeln aufstellen, die sich inzwischen weiter bestätigt haben. In geringer Modifikation lauten sie:

1. Mehrere monostrophe Asymmetrien, die meist in gewissem Sinn eine Einheit bilden, sind in der Regel miteinander gekoppelt, auch wenn sie stammesgeschichtlich nacheinander entstanden sind.

2. Eine vorhandene oder neu auftretende monostrophe Asymmetrie wesentlichen Ausmaßes hat die Tendenz, bisher vorhandene razemische Asymmetrien an sich zu koppeln und so gleichfalls monostroph zu machen.

3. Die Koppelung von Asymmetrien ist wahrscheinlich niemals eine absolute. Wenn gewisse Asymmetrien einmal gekoppelt sind, sie also häufig zusammen ins Gegenteil umschlagen, so kommen gesonderte phaenotypische Inversionen der einzelnen Teilasymmetrien doch vor. Genotypische Teilinversionen sind, wenn sie überhaupt statthaben, viel seltener (= Regeln 3 + 4 des RLP in modifizierter Fassung).

Außerdem scheint es, als ob bei Formen mit mehreren aneinander gekoppelten Asymmetrien die Inversenhäufigkeit verringert ist gegenüber solchen Formen, die nur die eine oder andere dieser Asymmetrien aufweisen.

Beispiele zu Regel 1: Koppelung zwischen Asymmetrie der Paarungsorgane und Paarungsgewohnheiten; zwischen Flügellage und Zirpininstinkt bei Locustiden und Grillen; zwischen Darm- und Geschlechtsapparat bei Trematoden; zwischen Schloß- und Schalenasymmetrie bei einigen Muscheln; die 5 bei *Pleuromamma*-♂ gekoppelten Asymmetrien (§ 4c); die 6 Komponenten der menschlichen Seitigkeit (§ 12); körperliche Totalinversionen, also Koppelung aller Asymmetrien, bei Protisten, Nematoden, Muscheln, Schnecken, Trematoden (?) und Wirbeltieren (?); auch beim Menschen ist die Existenz totaler körperlicher Inversionen wahrscheinlich (Situs, Seitigkeit, Hodentiefstand, Haarwirbel invers). — Bei den ursprünglichen Chamiden ist Schloß- und Schalenasymmetrie noch unabhängig (s. o.), bei *Chama* (incl. *Pseudochama*) sind beide gekoppelt.

Beispiele zu Regel 2: Die bei sedentären Röhrenwürmern (*Hydroïdes* usw.) razemische Ausbildung eines Kiemenstrahls zum Röhrendeckel ist bei *Spirorbis* monostroph und hier mit der Röhrenwindung gekoppelt: *L*-Arten haben *L*-, *R*-Arten *R*-Deckel. — Die heterochelen Krebse sind razemisch, amphidrom oder schwach monostroph, Inversionen sind also häufig, Fähigkeit zu kompensatorischer Regeneration gleichfalls. Nur unter der Unzahl untersuchter Einsiedler-

krebs wurde ein einziges inversscheriges Exemplar gefunden, das auch in einem inversen Gehäuse saß. — Unter den Plattfischen ist bei den primitiven Soleiformes, die bez. der Seitenlage monostroph sind, die *R-L*-Verteilung des Chiasma opticum razemisch, bei den höherstehenden Pleuronectiformes aber mit der Seitenlage gekoppelt und daher gleichfalls monostroph. — Nur bei den Naucoriden und Corixiden ist die bei allen übrigen Insekten razemische Lage der Unterflügel mit der der Oberflügel gekoppelt und daher monostroph; hier sind auch Färbungsunterschiede der Oberflügel mit deren Lage gekoppelt (KEILBACH).

Beispiele zu Regel 3: Partielle Inversionen phaenotypischen Charakters sind nicht selten: Ciliaten, die bei regulärem Körperbau sich vorübergehend (*Paramecium caudatum* nach ALVERDES, *P. trichium* nach BRAGG) oder während ihres ganzen Lebens (?) invers drehen; linkshändige Rechtsäuger und rechtshändige Linkssäuger unter den Menschen; partieller Situs inversus (Herz allein, Darm allein, Teile des Darmtractus invers; ersteres auch für den Menschen durch PERNKOPF und ASCHOFF bejaht). Kommt bei Plattfischen mit Koppelung zwischen Seitenlage und Chiasma (Koppelung bez. genotypischer Inversionen!) phaenotypische Asymmetrie-Umkehr vor, so ist nur die Lagerung invertiert; gleiches gilt für die seltenen bezüglich der Seitenlage razemischen oder amphidromen Arten: sie haben monostrophes Chiasma (PARKER, vgl. RLP § 27). Daß es sich in diesen Beispielen um phaenotypische Inversionen handelte, wird aus der weitaus größeren Häufigkeit dieser Inversionen vermutet. — Auch partielle (phaenotypische) Verdopplungen kommen vor: STEUER fand ein *Pleuromamma gracilis*-♂ mit linker Greifantenne, dessen restliche 4 Asymmetrien verdoppelt waren. — Sichere Beispiele für genotypische Partialinversionen von normalerweise untereinander gekoppelten Asymmetrien sind mir nicht bekannt; unsere geringe bisherige Tatsachenkenntnis mag daran Schuld tragen. Immerhin kann in den bisherigen oder in anderen (noch anführbaren) Beispielen ab und zu ein Fall genotypischer Inversion verborgen sein.

Jedes asymmetrische Merkmal muß im Laufe der Phylogenie irgendwann erstmalig entstanden sein. Es wäre denkbar, daß die *R-L*-Verteilung bei allen Asymmetrien ursprünglich eine razemische war und daß monostropher und amphidromer Typus erst sekundär entstanden sind. Diese Vermutung erweist sich als unrichtig. Aufklärend wirken vor allem solche Asymmetrien, die innerhalb einer Tiergruppe verschiedene *R-L*-Verteilungen aufweisen (z. B. Flügellage bei Insekten).

Aus vergleichend-anatomischen und palaeontologischen Befunden und aus der weitaus größeren Seltenheit des razemischen gegenüber dem monostrophen Typus kann man schließen, daß nicht jede Asymmetrie razemisch begann. Die Mehrzahl der Asymmetrien muß sogar erstmalig sogleich monostroph entstanden sein. Razemische und amphidrome Verteilung können durch Stabilitätsverminderung sekundär aus monostropher entstanden sein, wie dies Abb. 8 zeigt. Dort ist auch die Möglichkeit angedeutet, daß aus Stellen labiler Asymmetrieform neue mono-

strophe *R*- oder *L*-Äste abzweigen. Andererseits sind einige Fälle bekannt, in denen razemische Verteilung die ursprüngliche war. Dies gilt für alle Typen razemischer Verteilung (§ 5a), bei denen noch keine „Tendenzen“ anzunehmen waren. So ist die Flügellage bei der Mehrzahl der primitiven oder gutfliegenden Insektengruppen individuell-razemisch, monostrophe Lage hat sich mehrmals unabhängig voneinander herausgebildet (Schaben, Locustiden, Grillen; Wasserwanzen außer *Notonecta*; *Drymus* und *Tingitidae* unter den Landwanzen), alles Gruppen, deren Hauptfortbewegungsart nicht mehr das Fliegen ist. Aus dem Stammbaum der Krebse geht hervor, daß die monostroph-ungleichscherigen Arten sich am weitesten von der Wurzel entfernt finden. Auch hier ist also razemische Verteilung die ursprüngliche, und zwar solche, bei der die Existenz beider Tendenzen zu vermuten war (§ 4a). Auch die bei der Koppelung (Regel 2) angeführten Beispiele zeigen den Übergang razemisch → monostroph. — Daß der amphidrome Typus jemals der ursprüngliche war, ist unwahrscheinlich. Wie das Überwiegen der Rechtser im Falle der menschlichen Seitigkeit entstand, ist völlig unklar. Auch KEILBACHS merkwürdige Befunde über die Flügellage bei *Drosophila* dürften einen Sonderfall darstellen.

Daß *R-L*-Befunde an sich für phylogenetische Fragen Fingerzeige abgeben können, sei angemerkt. Die Abb. 2, 3 illustrieren eine solche Möglichkeit. An entsprechende Stammbäume der Infusorien (LUDWIG 1929) sei erinnert. Umgekehrt konnte KEILBACH aus vergleichend-anatomischen und -physiologischen Befunden den sicheren Schluß ziehen, daß die rechtsasymmetrische *Macrocorixa*-Gruppe aus der linksasymmetrischen *Corixa*-Gruppe durch genotypische Inversion entstand und daß nicht das Umgekehrte der Fall war. Von Interesse ist, daß die Spiralfurchung bei allen Gruppen, denen sie eigen ist, gleichsinnig verläuft; nur die *L*-Schnecken und isolierte Eier oder Gelege (Schnecken, Muscheln, Würmer) zeigen inversen Typ. Merkwürdig ist ferner, daß die Schraubenbewegung bei Bakterien, anderen primitiven Protisten, bei der Mehrzahl der Flagellaten und den ursprünglichen Holotrichen Linkswindung zeigt; gleiches gilt für die Larven der Spongiens, Coelenteraten, Anneliden, Mollusken, Echinodermen und Bryozoen; nur die rechtsdrehenden Rotatorien fallen aus dieser Reihe heraus.

Für eine Bevorzugung von rechts oder links innerhalb der Tierreihe (LUDWIG 1929, RLP § 48) oder der Pflanzen (vgl. SCHMUCKERS Daten) sind, abgesehen davon, daß diese Frage oft sinnlos ist, keinerlei Anzeichen vorhanden.

§ 7. Zusammenfassung. Bipotentialität bezüglich der Asymmetriiform.

Versucht man, aus dem bisher Mitgeteilten das Wesentliche herauszulesen, so ergibt sich zunächst, daß jedes Individuum, dem eine monostrophe Asymmetrie eigentümlich ist, sowohl die Fähig-

keit (Potenz) besitzt, diese Asymmetrie in der regulären wie in der spiegelbildlichen Gestalt hervorzubringen. Jedes Individuum, im besonderen das »Plasma« derjenigen Zellen, die die betreffende Asymmetrie aus sich hervorgerufen lassen, ist also bezüglich der Asymmetriiform bipotentiell. Dies gilt nicht nur für morphologische, sondern auch für jede Art physiologischer Asymmetrien.

Den ♂ von *Gryllus campestris* ist z. B. angeboren, den rechten Flügel über den linken zu legen und in dieser Lage zu zirpen, d. h. auf bestimmte Reize hin reagiert das Tier mit verschiedenartigen verwickelt-koordinierten Zirpbewegungen und bringt so verschiedenartige Zirplaute hervor. Nun ist der Zirpapparat in zwei zueinander spiegelbildlichen Garnituren vorhanden, von denen normalerweise nur die eine (die reguläre) benutzt wird. Ein ♂, dem man den linken Flügel über den rechten legt und das man durch vorübergehende Fesselung zur Beibehaltung dieser Lage zwingt, vermag indes mit der inversen Garnitur nicht zu zirpen; nur ein kratzendes Geräusch kommt zustande. Legt man aber unmittelbar nach der letzten Häutung den noch weichen linken Flügel nach oben, so bringen solche Tiere, nach Erhärtung der Flügel in inverser Lage, durch inverse Bewegungen die üblichen verschiedenen Zirplaute¹⁵ hervor: was beweist, daß in jeder Grille auch die zum inversen Zirpen notwendigen Bewegungskoordinationen latent vorhanden sind (KEILBACH)¹⁶. Ganz Entsprechendes gilt z. B. bezüglich des menschlichen Sprachzentrums: Man betrachte einen Menschen, der sich als Rechtshänder, Rechtsbeiner und Rechtsäuger dokumentiert und der die »vorschriftsmäßige« Linkslage seines aktiven Sprachzentrums dadurch erweist, daß ein erlittener Gehirnschlag, der die linke Hemisphäre traf, rechtsseitige Muskellähmung und Aphasie zur Folge hatte. Dieser reine Rechtsseiter erholte sich von den Folgeerscheinungen dieses Schlaganfalles, verliere aber nach einiger Zeit den rechten Arm. Auf diese Weise »Zwangslinks« geworden, erlerne er, alle bisher rechts-händig ausgeführten Tätigkeiten (auch das Schreiben) mit der Linken zu verrichten, und alsbald beginnt der Betreffende zu stottern (sog. »Amputationsstottern«), ein Anzeichen dafür, daß, durch das Linksschreiben induziert, neben dem linken auch das bisher latente rechte Sprachzentrum aktiv wird und daß beide miteinander konkurrieren. Auch vorübergehendes Schielen kann hinzukommen. Stottern und Schielen verschwinden indessen wieder, und nach geheimer Zeit erweist sich der Betreffende als Linkshänder, vielleicht auch als Linksbeiner, das linke Auge ist an Stelle des bisher rechten zum führenden geworden, und wenn er jetzt einen weiteren, die linke Hemisphäre betreffenden Gehirnschlag erleidet, so ist zwar die rechte Körperhälfte gelähmt, die Sprachfähigkeit aber erhalten: ein Beweis, daß jetzt das rechte Sprachzentrum aktiv, das linke latent ist. Zwangsinversion der Händigkeit bewirkte also beim erwachsenen Menschen phänotypische Inversion der übrigen Komponenten der Seitigkeit.

Beide Potenzen sind bei monostropher *R-L*-Verteilung nicht »gleichwertig«. Die eine, die zur regulären Asymmetriiform führt,

¹⁵ Die Rivalenlaute evtl. ausgenommen.

¹⁶ Warum ein Tier nach Umlegung der bereits erhärteten Flügel die inversen Zirpbewegungen nicht zustande bringt, ist von untergeordneter Bedeutung. Daß asymmetrische Deformationen der erhärtenden Flügel daran Schuld tragen, ist unwahrscheinlich.

ist »manifest«, die andere »latent«. Anders ausgedrückt: die Tendenz zur regulären Form ist stärker als die zur inversen, und dieser Stärkeunterschied ist beim monostrophen Typus erblich festgelegt. Nur ab und zu ereignet es sich, daß die manifeste Potenz (die überlegene Tendenz) — mindestens vorübergehend — geschwächt wird; dann gewinnt die bisher inferiore die Oberhand, es entsteht eine phaenotypische Inversion. Durch schädliche Außeneinflüsse kann die Häufigkeit einer solchen Umkehr vergrößert werden. Daß gerade die manifeste Potenz geschädigt wird, ist vielleicht so verständlich, daß die durch sie induzierten Differenzierungsprozesse besonders sensibel sind, — falls man diese Umschreibung als Erklärung gelten lassen will. Unmittelbar vor dem Umschlag zum Inversen findet offenbar ein »Wettstreit« zwischen beiden Potenzen statt; er kann bisweilen dazu führen, daß beide manifest werden, — so entsteht eine Doppelform. Viel seltener werden beide Potenzen zerstört (Nullform). Der phaenotypische Umschlag zum Spiegelbild hat häufig eine Belastung des betreffenden Keims oder Tieres mit Defekten und eine Herabsetzung seiner Vitalität im Gefolge; partielle Verdoppelungen dürften die Hauptursache dieser »Minderwertigkeit« phaenotypisch Inverser sein.

Das Stärkeverhältnis beider Tendenzen kann erblichen Schwankungen unterliegen (stabile und labile Rassen); je mehr die eine die andere überwiegt, um so seltener sind phaenotypische und genotypische Inversionen. An Stellen besonders labiler Asymmetrieform, wo beide häufig sind, ist auch die Möglichkeit zur Bildung genotypisch inverser Systemzweige sowie für Entstehung razemischer und amphidromer Verteilung besonders günstig.

Bei Kreuzung zwischen genotypischen Rechts- und Linkstieren ergab sich ein mendelnder Erbgang der Asymmetrieform, wobei (Schnecken) *R* über *L* dominiert. Die Rezessiven (*LL*) müssen bezüglich der Asymmetrieform immer labiler als die Heterozygoten (*RL*), diese labiler als die Homozygot-Dominanten sein (*RR*).

Razemischer und amphidromer Typus können verschieden verursacht sein. Ursprünglich ist meist der monostrophe, gelegentlich auch der razemische, kaum der amphidrome.

Mehrere verschiedene an einem Individuum vorhandene Asymmetrien können bezüglich der *R-L*-Verteilung bez. geno- und phaenotypischer Inversionen voneinander unabhängig oder

gekoppelt sein. Durchbrechung solcher Koppelung durch phänotypische Inversionen (»partielle phänotypische Inversionen«) ist nicht selten.

Alle für Inversionen aufgeführten Gesetzmäßigkeiten gelten sinngemäß auch für Doppelformen. Warum diese ab und zu häufiger sind als Inversionen, ist unbekannt.

III. Entwicklungs- und vererbungsphysiologischer Teil.

Hier soll versucht werden, an Hand experimenteller Daten und durch vergleichende Betrachtung gewisser natürlicher Befunde (Zwillinge, Monstrositäten) festzustellen, ob den Begriffen *R*- und *L*-Tendenz bzw. *R*- und *L*-Potenz, mit denen wir bisher operierten, möglicherweise etwas Wirkliches, Materielles entspricht, oder welche sonstigen Vorstellungen man sich über sie machen darf. Liegt ihnen etwas Materielles zugrunde, so wäre ferner zu untersuchen, wo es im Tierkörper oder im Keim zu lokalisieren ist. Daß die Folgerungen dieses Teiles ein viel weniger geschlossenes und weit unsicheres Bild geben als die des vorhergehenden, wird einleuchtend sein.

§ 8. Die kompensatorische Regeneration.

Kompensatorische Regeneration ist bisher bei gewissen Röhrenwürmern (*Hydroïdes* u. a.; ZELENY) und bei ungleichscherigen Krebsen (PRZIBRAM, WILSON) bekannt geworden. Bei *Hydroïdes* ist der eine Kiemenstrahl (Tentakel) des ersten Paars zu einem Röhrendeckel (Operculum) geworden, der der anderen Seite zu einem Stumpf reduziert; mindestens bei gewissen Arten ist die Verteilung razemisch. Entfernt man den Deckel, so wächst der Stumpf der anderen Seite zu einem Deckel aus, auf der Amputationsseite aber entsteht, nachdem sich ein etwaiger Rest des Deckelstiels rückgebildet hat, ein Stumpf. Entfernt man nur den Stumpf, so regeneriert sich dieser direkt, Asymmetriekehr tritt nicht ein. Ganz Entsprechendes ergab sich bei den heterochelen Krebsen, gleichgültig, ob die Ungleichscherigkeit razemisch (z. B. *Alpheus*, *Crangon*) oder monostroph (*Carcinus maenas*) ist, ob es sich um Scheren des ersten oder zweiten (*Typton*) Beinpaars handelt, ob nur Größen- oder auch Formunterschiede (*K*- und *Z*-Schere) bestehen. Nur die Einsiedlerkrebsen regenerieren immer direkt. — Entfernt man beide Scheren zugleich, so entsteht, soviel bis jetzt bekannt, immer wieder die ursprüngliche Asymmetrie. Bei *Hydroïdes* aber kommt im entsprechenden

Fall die frühere Asymmetrie wieder oder sie kehrt sich um, seltener entstehen Formen mit zwei Deckeln (Doppelformen) oder zwei Stümpfen (Nullformen); hierbei spielen artliche Unterschiede mit (ZELENY, OKADA), auch ist das Ergebnis von der Operations-technik abhängig, z. B. ob auch Teile des Vorderkörpers abgetrennt werden oder nicht. Auch bei Krebsen findet man in der Natur ab und zu Exemplare mit zwei *Z*-, viel seltener solche mit zwei *K*-Scheren.

Bei der Winkerkrabbe (*Uca = Gelasimus*, MORGAN) scheint ein Sonderfall vorzuliegen. Die jüngsten ♂ sollen zwei gleichgroße Scheren besitzen, die etwas größer als die der jungen ♀ sind. Gerät, was fast bei jedem Tiere vorkommt, eine in Verlust, so erlangt während der Neubildungszeit die andere einen Größenvorsprung, der sich fortan verstärkt; Asymmetrienumkehr findet nie mehr statt. MORGAN gelang es, Tiere ohne Scherenverlust aufzuziehen, sie behielten ihr Leben lang zwei gleiche Scheren. Amputiert man den jüngsten ♂ beide Scheren, so entstehen kleinere ♀-ähnliche Scheren, die sich gleichfalls erhalten.

Schreiben wir einem Tier mit rechts größerer Schere eine *R*-Tendenz zu, welche die Tendenz bedeuten möge, rechts eine große (bzw. eine *K*-) Schere und links eine kleine bzw. eine *Z*-Schere zu erzeugen, und spiegelbildlichen Tieren eine *L*-Tendenz, so hat in jedem Tier jeweils diejenige Tendenz die Oberhand, auf deren »Seite« sich die größere Schere befindet. Dafür, daß wir diese beiden Termini auch hier gebrauchen dürfen, spricht u. a., daß nach Scherenumkehr die neue, z. B. rechte Schere nicht nur das ungefähre Spiegelbild der linken ist, sondern daß auch individuelle Eigentümlichkeiten (Warzen) auf der Gegenseite wiederkehren. Daß nun die der größeren Schere entsprechende Tendenz immer die superiore ist, daß deren Übergewicht verloren geht, sobald man die große Schere entfernt und daß die Fähigkeit zur Scherenumkehr bei gewissen Formen (Hummer) im Alter erlischt, wenn beide Scheren ungefähr gleich groß geworden sind und fast nur noch ein Formunterschied besteht, legt die Vermutung nahe, daß diesen Tendenzen etwas Materielles entspricht, zwei Substanzen, von denen die stärkere ihren »Sitz« oder wahrscheinlicher ihre (direkte oder indirekte) Quelle in der größeren, die unterlegene in der kleineren Schere hat. Wir wollen diese beiden hypothetischen Substanzen, zunächst nur im Sinne einer Arbeitshypothese, als *R*- und *L*-Agens bezeichnen. An Stelle der bisherigen Formulierung, »die eine Tendenz werde durch die andere gehemmt«, können wir jetzt in einer der Geschlechts-bestimmungstheorie (GOLDSCHMIDT) nachgebildeten Redeweise sagen bzw. postulieren: 1. Das Tier besitzt bezüglich der Asymme-

trieform (der Heterochelie usw.) alternative Entwicklungsmöglichkeit (Reaktionsnorm); 2. nach Scherenverlust wird diejenige Richtung eingeschlagen, die dem zu Regenerationsbeginn (»Start«) in der größeren Quantität vorhandenen Agens entspricht; 3. diese Richtung wird — bis zu einem etwaigen Verlust der jetzt größeren Schere — beibehalten, und zwar deshalb, weil 4. die jeweils größere Schere, gleichgültig, ob sie schon fertig ausgebildet ist oder nicht, das ihrer Seite entsprechende Agens produziert oder zu produzieren veranlaßt, und zwar in einer Menge, die die Quantität des von der kleineren Schere produzierten Gegenagens übersteigt, so daß der bereits zur Zeit des Starts vorhandene Überschuß des entscheidenden Agens sich noch weiterhin vergrößert.

Schneidet man beide Scheren gleichzeitig ab, so wird direkt regeneriert, »weil« das bisher superiore Agens noch im Überschuß vorhanden ist (Abb. 11). Entfernt man aber einer *Hydroides* Deckel und Stumpf, so sind beide Tendenzen etwa gleich stark; der Deckel wird auf derjenigen Seite entstehen, deren Basis eher zur Regeneration startet, und das ist nach OKADA bei *H. norvegica* immer die des bisherigen Stumpfs. Nach Verlust des ganzen Vorderendes aber fällt die Stumpfbasis und die ihr innwohnende größere Startbereitschaft weg, jetzt entstehen bald die frühere, bald die inverse Asymmetrieform, ab und zu auch zwei Deckel, seltener zwei Stümpfe. Diese größere Startbereitschaft der Stumpfbasis versuchte OKADA auch histologisch aufzuzeigen. Er bestätigte ferner den von PRZIBRAM an Krebsen erhaltenen Befund, daß die kompensatorische Regeneration vom Nervensystem unabhängig ist; er widerlegte die etwaige Vermutung, daß an der Wundstelle ein die Gegenseite zu beschleunigtem Wachstum anregender Stoff produziert wird, und fand schließlich durch mannigfache Versuche, daß Asymmetriekehr immer eintritt, wenn das Innengewebe des Operculum an beliebiger Stelle so verletzt wird, daß Blut ausfließt; Blutaustritt an anderer Stelle (z. B. Kiemen) aber ist ohne Wirkung, doch hatte bereits eine Ligatur des Operculum, die die Blutzirkulation zum Körper unterband, Deckelumkehr zur Folge. Gerade letzteres ist mit der hier vorgetragenen Hypothese einer Agensproduktion im Operculum gut im Einklang.

OKADA selbst begnügt sich mit der Konstatierung, daß das große Operculum das Wachstum des Stumpfes »in Schach hält«. DAWES, der sich wie viele Schüler HUXLEYS (BUSH, TAZELAAR, CALLOW) auf das Studium des heterogenen Wachstums beider

Scheren beschränkt (*Alpheus*), versucht die Scherenumkehr so zu erklären, daß jede *Z*-Schere — das gegenüber der *K*-Schere phyletisch primitivere Gebilde — zu einer *K*-Schere weiterzuwachsen bestrebt sei; dies gelinge in der Regel aber nur einer Schere, und

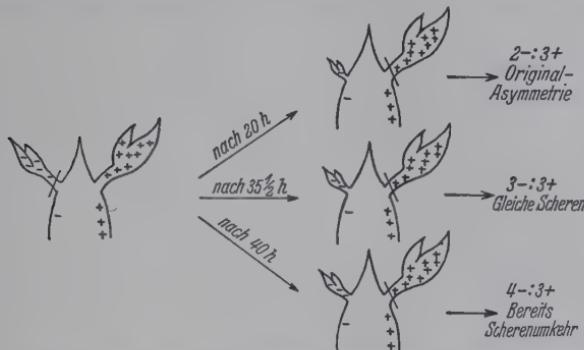


Abb. 11. DARBY'S Experimente an *Crangon armillatus*, im hier vorgetragenen Sinne gedeutet. Nach gleichzeitiger Abschneidung beider Scheren verbleiben im Körper 1 — und 3 +, die Originalasymmetrie kehrt wieder. Entfernt man erst die kleine und nach einem Intervall von 20, 35,5 bzw. 40 Stunden die große Schere, so kehrt im ersten Falle die Originalasymmetrie wieder, im zweiten können 2 gleiche Scheren entstehen, im dritten tritt bereits Scherenumkehr ein. — Entfernt man erst die große und später die kleine Schere, so kehrt, wie zu erwarten, in der Regel (92,6 %) die Originalasymmetrie wieder.

zwar derjenigen, die vor der anderen einen wenn auch geringen Vorsprung an Stoffwechselintensität (und daher auch meist an beobachtbarer Größe) besitzt. Diese Schere »saugt« vermöge ihres Vorsprungs den Großteil der »wachstumsfördernden Substanzen« auf, so daß in der anderen die Weiterdifferenzierung zur *K*-Schere — wenigstens einstweilen¹⁷ — unterbunden bleibt. Durch diese Annahmen glaubt DAWES die Existenz wachstumshemmender Substanzen vermeiden zu können. DARBY, der die Scherenumkehr an *Alpheus* (*Crangon*) neuerlich experimentell studierte und zu den in Abb. 11 und 12 kurz wiedergegebenen Ergebnissen gelangte, kommt unabhängig von DAWES zu ähnlichen Vorstellungen: Es gebe eine Substanz (»B«), die für die Weiterentwicklung der

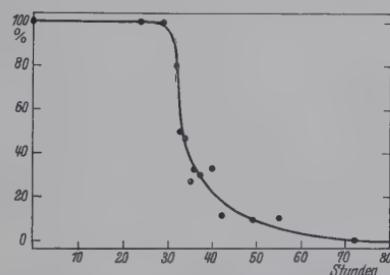


Abb. 12. Vgl. Abb. 11. Abszisse = Zeitintervall zwischen Entfernung der kleinen (zuerst) und der großen Schere. Ordinate = Prozentsatz der Tiere, bei denen die ursprüngliche Asymmetrie wiederkehrt. Im Durchschnitt fällt der Entscheid, ob die Originalasymmetrie wiederkehrt oder nicht, in der Spanne zwischen 34,5 und 36,5 Stunden.

¹⁷ D. h. bis zu einem eventuellen Verlust der jetzt größeren Schere.

Z- in eine *K*-Schere notwendig sei; sie werde fast ausschließlich von der jeweils größeren Schere absorbiert. Da es aber unwahrscheinlich ist, daß eine fertige Schere diese Substanz dauernd aufzubrauchen soll — was z. B. mutatis mutandis auch für die DAWESSche These gilt! —, so wird angenommen, daß die *B*-Substanz nach jeder Häutung nur in beschränkter Dosis erzeugt und jeweils baldigst von der größeren Schere aufgesaugt wird. Krebse mit zwei kleinen Scheren sollen entstehen, wenn es zufällig keine *B*-Substanz gibt; die Entstehung von Krebsen mit zwei *K*-Scheren bereitet Schwierigkeiten.

Die Ansichten dieser Autoren sollen nicht diskutiert werden. Es scheint mir, daß der eigenen hier vorgelegten Ansicht insoferne ein Vorteil innenwohnt, als sie die (vgl. § 9) allgemeinere und allgemeiner anwendbare ist.

§ 9. Ergebnisse entwicklungsmechanischer Versuche.

Befunde an Doppelbildungen sowie an natürlichen und künstlichen Zwillingen.

a) Eingriffe in den Keim.

Im zweiten Teile dieses Referats wurde mehrfach (§ 4c, d) darauf hingewiesen, daß sich nach Einwirkung unnatürlicher oder schädigender Bedingungen die Häufigkeit phaenotypischer Inversionen und Doppelformen wesentlich erhöht, daß man sie auf solehe Art also »erzeugen« kann. Handelte es sich dort um Änderungen der den Keim allseitig umgebenden Faktoren (Medium, Temperatur usw.), so betrachten wir jetzt direkte Eingriffe in den Keim. Hierbei ist zu unterscheiden, ob diese Eingriffe oder Schädigungen alle Teile des Keims gleichstark oder im Durchschnitt gleichstark treffen (allgemeine bzw. unkontrollierte Schädigungen) oder ob es sich um asymmetrische Eingriffe handelt.

Hierbei verstehen wir asymmetrisch vorzugsweise bezüglich links oder rechts, da ja auch die betrachteten Asymmetrien sekundäre Abweichungen von ursprünglicher bilateraler Symmetrie darstellen: also z. B. wenn die linke Keimseite, nicht wenn die ventrale geschädigt wird; denn im letzteren Falle ist ja wohl links und rechts gleichstark betroffen. — Die meisten Versuche wurden an Frosch-, Molch- und Hühnchenkeimen vorgenommen.

Allgemeine und unkontrollierte Schädigungen. Er gab sich bereits an Seeigeln der Befund, daß künstliche Aufzucht, die ja eine Abweichung von der Norm darstellt, die Häufigkeit der Inversionen und Doppelformen steigert, so wird dies bei Molchen, deren Keimhülle man entfernt, oder bei Hühnchen, die man außer-

halb der Schale großzieht, um so eher zu erwarten sein (vgl. hier MANGOLD). Eine Reihe älterer Autoren, beginnend mit DARESTE (1877), erzielten durch Erwärmung, O_2 -Entzug, unterbrochene Bebrütung oder Bebrütung ohne Umwenden der Eier omphaloccephale Mißbildungen am Hühnchenkeim (DARESTE, RABAUD, KAESTNER, WARYNSKI): in mehr als der Hälfte der Fälle ist hier das Herz invers oder verdoppelt. Gleiche erzielten durch direkte Eingriffe WOLFF (X-Strahlen, elektrischer Strom), SZEPSENWOL (Anstechen des Vorderendes) und WARYNSKI (Pressung). Hieran schließt sich HÄMMERLINGS Befund, der nach dorsoventraler Pressung von Froscheiern ab und zu partielle Inversionen erhielt. Ließ er so festgelegte Eier sich in umgekehrter Lage — also mit dem bisher unteren Pol nach oben — entwickeln, so traten öfter Inversionen auf: unter 50 Fällen einmal totaler (aber atypischer) Situs inversus und 8mal partielle Inversionen. Doch erscheint es mir fraglich, ob es sich hierbei um die von HÄMMERLING beabsichtigte Polaritätsumkehr handelte (wobei PENNERS' Einwände zu berücksichtigen wären) oder nur um die Folgen der durch Pressung und Zwangslage bedingten Störungen.

Weit mehr interessieren hier die asymmetrischen Eingriffe. Anknüpfend an DARESTE erzielten WARYNSKI und FOL durch linksseitige Erhitzung des Hühnchenkeims häufig Inversionen, und mein Mitarbeiter, Herr ZWANZIG, bestätigte diesen Befund für Molchkeime: linksseitige Erwärmung der Neurula hat in wesentlich erhöhter, rechtsseitige nur in durchschnittlicher Häufigkeit inversen Situs zur Folge. DANTSCHAKOFF und GUELIN-SHEDRINA wiederholten die WARYNSKISchen Versuche, wobei sie ihr Augenmerk auf die Gonadenanlagen richteten: auch diese sind invers, und es handelt sich nicht um kompensatorische Regeneration, sondern um spiegelbildlich starkes Einwandern der Primitivzellen in die Gonadenanlagen. WILHELMI schließlich erzielte bei *Triton* Inversion durch Entfernung eines kleinen Stückchens Mesektoderms aus der linken Seite des Gastruladachs. Alles weist somit darauf hin, daß die linke Keimhälfte etwas Besonderes, für die Ausbildung der regulären Asymmetrie Verantwortliches besitzen muß. An den WILHELMIschen Versuch kann man denjenigen SPEMANNS (1906) anreihen, der alle bisher und auch die im folgenden genannten inaugurierte: die Umkehrung eines Stückchens Neurula-Daches um 180° (Abb. 13), so daß oben oben bleibt, jedoch vorn und hinten, rechts und links vertauscht wird. Diese Versuche, von PRESSLER und

MEYER fortgesetzt und auch an Anuren vorgenommen, brachten in der überwiegenden Mehrzahl Inversionen des Darms, meist auch solche des Herzens mit sich, obwohl dessen Anlage durch die Operation gar nicht berührt wurde. An diesem SPEMANNSchen Versuch sind offenbar zwei Teilaktionen unterscheidbar: 1. Die Entfernung eines Stück Rückendaches und, hierdurch bedingt, eine Schädigung des Keims, 2. das verkehrte Wiedereinsetzen dieses Stückes, wodurch die linke Keimhälfte einen Teil der bisher rechtsseitigen Keimsubstanz erhält und umgekehrt. Wie FEDOROWS Versuche, deren Protokolle leider verloren gingen, beweisen, tragen beide Momente zur Inversionsbildung bei; doch dürfte das verkehrte Wiedereinsetzen für die große Häufigkeit der so erzielten Inversionen ausschlaggebend sein.

Experimentelle Zwillings- und Doppelbildung. Auch diese Versuchsart wurde durch SPEMANN inauguriert. Er und FALKENBERG berichteten 1919, daß nach völliger Durchschnürung von *Triton*-Keimen auf dem Blastulastadium der linke Partner (mit einer Ausnahme unter 25) regulären, der rechte in der Hälfte der Fälle inversen, und zwar meist total inversen Situs besaß. FRANKHAUSER wiederholte diese Experimente an *Triton palmatus* mit gleichem Erfolg. Vorübergehende Schnürung (vom 2-Zellen- bis frühestens zum 4-Zellen-, spätestens zum Blastulastadium) aber hat höchstens den Charakter einer Schädigung (MANGOLD). Gleicher Erfolg wie Durchschnürung hat auch Durchtrennung der Keime (RUUD und SPEMANN): 8 linke Gastrulahälften ergaben reguläre Keime (unter ihnen einer mit atypischem Darm), 9 rechte in mehr als der Hälfte inverse: Herz 2mal regulär, 6mal invers, 1mal unklar; Darm 1mal regulär, 5mal invers, 3mal unklar. — Häufiger als Versuche totaler Keimdurchtrennung sind solche, die lediglich auf Verdoppelung des Herzens abzielen. Dieses entsteht (Abb. 14) bei den Amphibien aus einem Haufen mesenchymatischer Zellen, der sich median zwischen den Ventralrändern der Mesodermfalten befindet und durch Abkömmlinge dieser Falten, also aus paariger Quelle, eine wesentliche Verstärkung erfährt; bei den Vögeln ist die Anlage rein paarig. Stört man diese Herzanlage, etwa durch Rotation (EKMAN 1929) oder Drehung um 180° (so daß oben oben bleibt; STÖHR), so entstehen meist

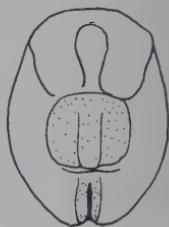


Abb. 13. Amphibien-Neurula. Das vierseitige (punktlierte) Stück des Daches wurde von SPEMANN umgedreht, so daß oben oben blieb, vorn und hinten, rechts und links aber vertauscht wurden. (Nach SPEMANN aus MEYER.)

normale Herzen, was die große Regulationsfähigkeit der Herz-anlage beweist. Trennt man aber die beiden lateralen Partien embryonalen Herzmaterials voneinander und verhindert ihre mediane Wiedervereinigung, z. B. durch Zwischenpflanzen eines Stückchens ortsfremden Gewebes, so treten Doppelbildungen auf (COPENHAVER, EKMAN, SZEPSENWOL u. a.): dabei ist das linke Herz regulär, das rechte in der Regel invers (Abb. 15); im Rest

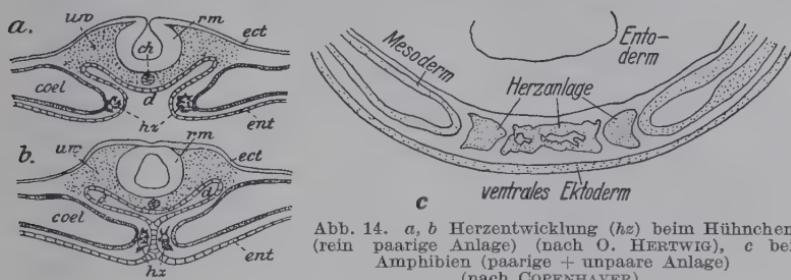


Abb. 14. a, b Herzentwicklung (hz) beim Hühnchen (rein paarige Anlage) (nach O. HERTWIG), c bei Amphibien (paarige + unpaare Anlage) (nach COPENHAVER).

sind beide regulär; beide Herzen invers wurde niemals beobachtet. In so hergestellten doppelherzigen Hühnchenkeimen eilt das linke in der Entwicklung voraus¹⁸, das rechte (inverse) beginnt später zu pulsieren, seine Schlagfrequenz ist auf die Hälfte reduziert (SZEPSENWOL). Auch In-vitro-Zucht explantierter linker und rechter Herz-anlagen¹⁹ ergab Ähnliches (GÖRTTLER): aus den linken entstand bald ein pulsierendes Herz, die rechte hinkte in der Entwicklung derart nach, daß es innerhalb der Beobachtungszeit noch zu keiner Pulsation kam. (Für die Be-trachtung von Formunterschieden ist diese Methode leider ungeeignet.) — Mediane Durchtrennungen wurden von RUNNSTRÖM und HÖRSTADTUS auch an Larven verschiedener Echinodermen vorgenommen, die die Coelombläschen noch nicht oder bereits ausgebildet hatten. Die linke Larve war immer regulär; in der rechten entstand, wenn überhaupt, meist ein inverses, selten ein reguläres Axohydrocoel.

Natürliche Doppelbildungen. Daß auch bei natürlichen Doppelbildungen (partielle Verdoppelungen, verwachsene Zwillinge) der linke Partner meist regulär, der rechte in einem Teil



Abb. 15. Verdoppeltes Herz von Triton. Das linke regulär, das rechte invers. (Nach EKMAN.)

¹⁸ Über eine schwache allgemeine Entwicklungsverzögerung beim »rechten Keim« wird vielfach berichtet.

¹⁹ Samt darunter liegendem Ecto-, aber endodermfrei.

der Fälle invers ist, wird nach dem Vorhergehenden (vgl. auch § 4d) nicht überraschen; es erübrigts sich daher, das meist kasuistische Material hier aufzuzählen (vgl. OSTERTAG und SPAICH). Nur auf SWETTS und MORRILS Befunde an Fischen sei hingewiesen. Daß jene früheren Autoren (z. B. FÖRSTER 1867), die für jede Doppelbildung inversen Situs des rechten Partners postulierten, ebenso übers Ziel schossen wie die, die rechtsseitiger Inversion nur durchschnittliche Häufigkeit zugestanden, braucht kaum betont zu werden. — Instruktiv ist auch eine Übersicht über die Verdoppelung des menschlichen Haarwirbels. Normalerweise verläuft die Wirbeldrehung beim Weißen²⁰ in 18–19% links-, im Rest rechtssinnig. Unter 1857 Menschen besaßen nach LAUTERBACH und KNIGHT 105 Doppel-, 7 mehrfache Wirbel. Die Doppelwirbel ergaben bezüglich der Drehung folgende *R-L*-Verteilung (links der linke Wirbel): *RL* 72, *RR* 16, *LR* 16, *LL* 1.

Der linke Wirbel ist also genau in der zu erwartenden Häufigkeit von 19% invers (88:17), der rechte viel öfter (84%) spiegelbildlich als gleichsinnig (16%) gewunden. — Auch bei einem Doppelkeim von *Clepsine* war der linke Teil regulär, der rechte invers (MÜLLER).

b) Diskussion.

Zur Erklärung der beiden Tatsachen, daß 1. vorzugsweise Schädigung der linken Keimhälfte Inversion hervorruft und daß 2. bei Verdoppelungen der linke Partner fast ausnahmslos regulär, der rechte häufig (in etwa 1/2 der Fälle) invers ist, wurden drei Erklärungen aufgestellt. Ausgehend von dem Schluß, daß, wenn ohne konstant-asymmetrischen Außeneinfluß in einem Keim eine typische Asymmetrie auftritt, deren Ursache im Keim liegen muß, stellte SPEMANN für den Ausfall seiner Durchschnürungsversuche zwei Erklärungen zur Diskussion, die man kurz so formulieren kann: entweder ist im Ei eine asymmetrische Intimstruktur vorhanden, die infolge der Durchschnürung im rechten Partner aus irgendwelchen Gründen invertiert wird, oder: die als Folge der Durchschnürung eintretende Verkümmерung und Verkrümmung der Schnürungsseite hat, wenn diese links liegt (also im rechten Partner), gewissermaßen rein mechanisch, Inversion der Eingeweide zur Folge. Im letzten Falle gibt es also keine invertierbare Intimstruktur, wohl aber liegt eine asymmetrische Außenursache

²⁰ Beim Japaner 40% *L*-Drehung (WATANABE, OKONAI, KOMAI u. TUKUOKA); beim Chinesen fast 40% (TAKEYA).

vor. WILHELMI stellte beiden Hypothesen eine dritte gegenüber: in der linken Keimhälfte sei (an bestimmter Stelle) ein die reguläre Asymmetrie bedingendes »Etwas« (Organisator) vorhanden; nach seiner Entfernung, also im rechten Partner oder nach Links-Schädigung, falle die Bevorzugung der regulären Asymmetrieform in Wegfall²¹. Mußte SPEMANN bei regulärem Situs im rechten Partner entweder ungenügende Stärke der Inversion oder ausgeglichene Verkrümmung annehmen, so dürften nach WILHELMI die rechten Zwillinge an sich nur zu 50% invers sein. Zwischen der WILHELMISchen Deutung einerseits, gegen die SPEMANN bereits 1919 Einwände erhob, und dessen beiden Hypothesen andererseits ist ein experimenteller Entscheid denkbar: Im Falle einer Strukturinversion oder einer mechanischen Asymmetrieumkehr müßte man, an idealem Objekt und bei vollkommener Technik, im rechten Partner bis zu 100%, also mindestens mehr als 50% Inversionen erzielen können, nach WILHELMI jedoch maximal nur 50%. Nun invertierten bereits RUUD und SPEMANN durch Keimzerschneidung $\frac{3}{4}$ der Rechts-Zwillinge, bei allerdings kleinem Gesamtmaterial. Auch bei Herzverdoppelung ist in weit mehr als der Hälfte das rechte invers und die GOERTTLER-schen Versuche lassen Analoges vermuten. Bei Verdoppelung des Haarwirbels ist der rechte sogar in 84% spiegelbildlich gewunden. Durch alles dies wird also die WILHELMISCHE Deutung unplausibel, und von den noch verbleibenden beiden Ansichten SPEMANNS gibt dieser neuerdings der mechanischen den Vorzug, basierend auf Befunden von SCHÜTZ, daß nach Durchschnürung sehr früher Keimstadien im rechten Partner keine Inversion auftritt; gäbe es aber überhaupt eine Intimstruktur, so müsse diese auch bereits im Ei vorhanden sein. Trotz alledem erscheint mir diese Verkümmungshypothese wenig befriedigend: Die Inversion der Eingeweide ist, z. B. bei totalem Situs inversus, eine ebenso exakte Asymmetrieumkehr wie in allen Fällen echter Inversionen bei Wirbellosen; und es erscheint mir wenig plausibel, daß solche Umschläge zum genauen Spiegelbild die mechanische Folge von Verkrümmungen sein könnten, ein Argument, das sich ähnlich z. B. auch bei SZEPSENWOL wiederfindet. Vielmehr glaube ich, daß meine eigene (in RLP § 46) dargelegte Ansicht, die gewissermaßen eine modernisierte Formulierung der SPEMANNSchen Intimstruktur-Hypothese

²¹ WILHELMIS Ansicht ist quasi das Analogon zur DARBYSCHE Deutung der kompensatorischen Regeneration (§ 8).

darstellt, allen Schwierigkeiten aus dem Wege geht. Wir hätten (wie bei der kompensatorischen Regeneration) anzunehmen, daß der Wirbeltierkeim bezüglich der Asymmetriiform der Eingeweide alternative Entwicklungsmöglichkeit besitzt, und daß darüber, welche Richtung eingeschlagen wird, derjenige zweier gleichzeitig anwesender Determinationsstoffe (Agentia) entscheidet, der in der größeren Quantität vorhanden ist. Da es sich beim Eingeweidesitus um eine monostrophe Asymmetrie handelt, wird die stärkere Produktion des regulären Agens durch die Erbmasse garantiert. Beide Agentia sind aber nicht beliebig im Keim verteilt, sondern mindestens innerhalb einer gewissen Zeitspanne, deren Beginn

vielleicht in das Blastula-Gastrula-Stadium fällt, befindet sich die Hauptmasse des regulären Agens links, des inversen rechts von der (bereits festgelegten) Medianebene, mit einem jeweiligen Gefälle zur Gegenseite (Abb. 16). Indifferente oder linksseitige Schädigung schwächt oder zerstört den Großteil des superiorens Agens (vgl. S. 57f.); nach Keimhalbierung überwiegt links das reguläre immer, rechts das inverse nur im Durchschnitt, wobei in

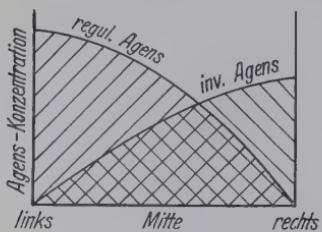


Abb. 16. Schema der Agensverteilung im Wirbeltierkeim. Nach medianer Durchschnürung ist in der linken Hälfte das reguläre Agens in bedeutendem, in der rechten das inverse Agens in knappem Überschuß.

jedem Einzelfall die Genauigkeit der Keimhalbierung sowie das (vermutlich auch individuell schwach variierende) Stärkeverhältnis der Agentia das Entscheidende ist. Ich freute mich, nachträglich bei HÖRSTADIUS die Vorstellung eines solchen Gefälles angedeutet zu finden. — Auch SCHLEIP (1929, Kap. IX, 3) deutet Ähnliches an: Man könnte annehmen, daß das Organisationszentrum in eine linke und eine rechte Hälfte zerfällt, die bez. der Asymmetriiform antagonistische Tendenz haben und von denen das linke in seiner Wirkung überwiegt oder mit seinem determinierenden Einfluß vorausseilt. Normalerweise entstünde so, durch Unterdrückung der rechten Tendenz, z. B. ein reguläres Herz. Nach linksseitiger Schädigung oder in der isolierten rechten Keimhälfte aber kann die Wirkung des rechten Zentrums die Oberhand erhalten, es entsteht eine Inversion. Man erkennt, daß diese Deutung mit der oben gegebenen im wesentlichen übereinstimmt, falls man den Terminus »Agentia« durch »Wirkungsbereiche« oder »Ausstrahlungen« der Organisationszentra ersetzt.

c) Spiegelbildlichkeit bei eineiigen Zwillingen.

Nach dem, was unter a) über die Spiegelbildlichkeit künstlicher Zwillinge berichtet wurde, ist die Erwartung gerechtfertigt, auch bei natürlichen eineiigen Zwillingen spiegelbildliche Diskordanz asymmetrischer Merkmale anzutreffen. Daß nicht alle *EZ*-Paare bezüglich aller Asymmetrien spiegelbildlich sein werden, wie umgekehrt, daß nicht alle anscheinenden Einlinge, die z. B. inverse Eingeweide aufweisen, verkappte rechte Zwillingsspartner sind, braucht kaum betont zu werden, obwohl solche Ansichten früher nicht selten geäußert wurden. Z. B. ist es möglich, ja sogar wahrscheinlich, daß nicht bei jeder Art von Keimzerfall der rechte Partner invers werden kann. Es könnte, wofür vielleicht die Befunde SCHÜTZS (s. Abschnitt b) oder solche an Echinodermen Fingerzeige liefern, diese Möglichkeit nur bei Zerfall auf späteren, nicht aber bereits bei Zerfall des 2-Zellen-Stadiums bestehen. Nun läßt sich bei *EZ*-Paaren ja nicht einmal feststellen, welche durch Medianzerfall des Keims entstanden sind; um so weniger, welcher Partner der linke bzw. rechte ist. Tritt aber bei rechten *EZ*-Partnern Asymmetriekehr einigermaßen häufig ein, so müßte unter *EZ*-Paaren spiegelbildliche Diskordanz häufiger sein als unter *ZZ*-Paaren. (*EZ*-Paare mit *NZ* zu vergleichen, ist nicht angängig, da die Zwillingsschwangerschaft als solche infolge ihres abnormalen Charakters invertierend wirken könnte.) Ergibt sich für amphidrome oder monostrophe Asymmetrien, daß die Häufigkeit inverser Individuen in der Reihenfolge $EZ > ZZ > NZ$ abnimmt, so würde die erste Ungleichheit Asymmetriekehr durch Keimzerfall, die zweite durch Zwillingsschwangerschaft anzeigen. Letztere Möglichkeit wird für natürliche Asymmetrien des Menschen von fast allen Autoren bejaht, bezüglich ersterer aber sind die Meinungen geteilt. Die eine Richtung, inauguriert durch WILDER (1903) und durch die NEWMANSchen Untersuchungen an Gürtel- und Mehrlingen, hauptsächlich vertreten durch NEWMAN, DAHLBERG und ihre Schulen, bejaht die größere Häufigkeit der Inversionen bei *EZ*, stellt sogar (NEWMAN) spiegelbildliche Diskordanz als zur *EZ*-Diagnose wertvoll hin. Die andere Richtung, vertreten durch SIEMENS, WEITZ und vor allem durch v. VERSCHUER, behauptet das Gegenteil. Bei dem Versuche, ein objektives Bild zu gewinnen, bietet sich folgende Sachlage dar: Sicher gibt es bei *NZ* gewisse konstante Unterschiede der Hand- und Fingerleisten zwischen linker und rechter Hand (KIRCHMAIR, MEYER-HEYDENHAGEN, GEIPEL), doch ist das bisherige *EZ*-Material zu gering (NEWMAN, HARA, STOCKS u. KARN, RIFE, v. VERSCHUER), um zuverlässige Aussagen zu gestatten. Auch Händigkeits- und verwandte Untersuchungen sind solange unbeweisend, als verschiedene Autoren zu ihrer Feststellung verschiedene Methoden benutzen. Immerhin aber kann man sich bei Durchsicht der zahlreichen Literatur des Eindrucks nicht erwehren, daß auch bez. Händigkeit sowie der Finger- und Handleisten den *EZ* gegenüber den *ZZ* ein gewisses Plus an Spiegelbildasymmetrie zukommt; doch ist das bisher untersuchte Zwillingsmaterial noch relativ so klein, daß der sehr erhebliche dreifache mittlere Fehler der Differenz diese selbst noch übersteigt. Für andere morphologische Asymmetrien (vgl. BOUTERWEK), besonders für den von BUCCIANTE untersuchten Augenhintergrund, aber ist häufigere spiegelbildliche Diskordanz der *EZ* kaum anzweifelbar.

**§ 10. Zusammenfassung. Determinationsstoffe der Asymmetrieform.
Analogien zur Geschlechtsbestimmung.**

Vorwiegend basierend auf Befunden an Wirbeltierkeimen, gelangten wir zu der Vorstellung, daß der Bestimmung der Asymmetrieform ein dreigliedriges System zugrunde liegt: Gewebeplasma mit alternativer Entwicklungsmöglichkeit — 2 antagonistische Determinationsstoffe, von denen der in der größeren Quantität vorhandene die einzuschlagende Richtung entscheidet —, und schließlich ein Genpaar, welches für die Produktion dieser Stoffe in bestimmten Quantitäten verantwortlich ist. Diese Formulierung, der GOLDSCHMIDTSchen Deutung der Geschlechtsbestimmung nachgebildet, kann auch in die CORRENS-HARTMANNsche Sprache übersetzt werden, wobei wir dann von Potenzen (Anlagekomplexen) — Realisationsstoffen — und Realisatoren zu sprechen hätten. Mehren sich neuerdings die Anzeichen, daß *M* und *F* (die Geschlechtsfaktoren) nicht Gene im üblichen Sinne darstellen, sondern daß (mindestens bei gewissen Objekten) jedem von ihnen eine Vielzahl von über die Chromosomen verteilten Faktoren entspricht, so ist für *R* und *L* Gleches nicht nur möglich, sondern sogar wahrscheinlich. Auch brauchen die Entwicklungsrichtungen des Plasmas zur Links- bzw. Rechtsform nicht immer gleich leicht (bzw. schwer) realisierbar und die Agentia dementsprechend (beim monostrophischen Typ) »verschieden stark« (bzw. in verschiedener Quantität vorhanden) zu sein. Nimmt man z. B. für den Fall eines Mosaikeies die eine Potenz leichter als die andere realisierbar an, so gelangt man zu Vorstellungen, wie sie im Sinne einer präzisen Arbeitshypothese erstmals ZUR STRASSEN für das *Ascaris*-Ei aufgestellt hat (starke und schwache einander durchdringende Strukturen). Und DUNSCHEN vermochte, an Hand dieser Bilder, durch seine Hypothese vom Zellteilungs-Anachronismus den Vorgang phänotypischer Inversion bei *Ascaris* begreiflich zu machen.

Daß zwischen Bestimmung des Geschlechts und Bestimmung der Asymmetrieform — die einzigen Fälle, in denen die Natur eine scharfe Alternative zu verwirklichen sucht — eine mehr als äußerliche Analogie besteht, habe ich kürzlich (1935) zu zeigen versucht. Beiden scheint ein grundsätzlich ähnlicher Realisationsmechanismus zugrunde zu liegen, der nur im Falle des Geschlechts durch die Forderung kompliziert wird, daß beide Geschlechter in ungefähr gleicher Häufigkeit auftreten müssen, während bei der Asymmetrieform die *R-L*-Verteilung innerhalb der Art gleichgültig

ist. Gelangen wir so für das *R-L*-Problem auf gesondertem Wege zu Vorstellungen und Deutungen, wie sie denen der Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung entsprechen, so müssen wir uns damit um so eher bescheiden, als die Geschlechtsbestimmung ja viel intensiver untersucht ist. Und stets müssen wir uns bewußt sein, daß diese Vorstellungen und Deutungen höchstens den Beginn einer wirklichen Erklärung darstellen.

IV. Anhang.

§ 11. Zufällige und accessorische Asymmetrien.

Auf diese Asymmetrien (vgl. § 2 und RLP § 46k) hier näher einzugehen, ist unmöglich; nur einige Beispiele seien angeführt, auf einige Tatsachen und offene Fragen hingewiesen.

In manchen Fällen, z. B. Schädelasymmetrien infolge Defekten des Gebisses (DIEL, BÜHRING u. a.) liegt der Zufallscharakter völlig klar; in anderen, wenn z. B. am menschlichen Gehirn bestimmte accessorische Faserbündel, falls sie überhaupt vorkommen, immer linksseitig auftreten (REICH) oder wenn andere Faserzüge öfter links, seltener rechts oder beiderseits fehlen (SHIMADA), sind zu mindest irgendwelche Gesetzmäßigkeiten erkennbar. Oft, wenn z. B. ein normalerweise paariges Gebilde nur einseitig auftritt, wird man an Manifestationshemmung denken (vgl. ASTAUROFF; Heterochromie der Augen, JAPHA u. a.), wobei diese Hemmung auf verschiedenen Seiten verschieden stark sein kann (vgl. die Vererbung des DARWINSchen Höckerchens nach QUELPRUD). Indes bleibt vielfach, z. B. bei abweichender Pigmentierung eines Auges, bei einseitigem Schielen, einseitiger Myopie usw., die Seitenkonstanz durch Generationen gewahrt. PASSOW hat neuerdings einen solchen Fall beschrieben und weitere Beispiele aus der Literatur zusammen getragen (helles Auge immer links durch 5 Generationen bei insgesamt 9 Probanden; Beispiele für Schielen usw.).

Der Erbgang accessorischer Asymmetrien ist in einigen Fällen geklärt. Das Gen *rotated* von *Drosophila melanogaster* (III. Chromosom bei $37 \pm$) bedingt Linkstorsion des Abdomen und mendelt gegen normale Ausbildung des Abdomen als rezessives Allel (BRIDGES u. MORGAN). BELIAJEFF fand bei der gleichen Art eine andere Mutation (*abdomen rotatum*, IV. Chromosom bei $0,0 + +$), die Rechtsschraubung des Abdomen verursacht und gleichfalls gegen wild rezessiv ist. Ob bei solchen monostrophischen accessorischen Asymmetrien phänotypische Inversionen möglich sind, ist unbekannt. — Daneben kennt man zwei Fälle razemischer accessorischer Asymmetrien: hier mendelt gleichfalls die Asymmetrie rezessiv gegen den symmetrischen Wildtyp, jedoch zeigt je die Hälfte der Doppel-Rezessiven die Mutation in der *R*- bzw. der *L*-Form. Hierher gehört der von BREITENBECHER gefundene *Bruchus*-Stamm mit asymmetrischer Flügeldeckenpigmentierung (Asymmetrie geschlechtsbegrenzt, nur bei ♀) sowie eine von mir gefundene Mutation »hemithorax« von *Drosophila melanogaster* (Abb. 17, S. 70), bei der eine dorsale Hälfte des Thorax fehlt. Hier kommen auch Doppelformen vor, bei denen der Kopf direkt dem Abdomen ansetzt (Abb. 17d). Diese Asymmetrie, die vielleicht ein ultrastarkes *vestigial*-Allel darstellt, wird derzeit von meinem Mitarbeiter, Herrn SCHULTZ, untersucht. Schließlich gehört in diese Gruppe

wahrscheinlich auch der von GOLDSCHMIDT und KATSUKI beschriebene erbliche Gynandromorphismus des Seidenspinners, bei dem die Halbseitigkeit allerdings vielfach durch Mosaikbildung durchbrochen ist. — Die von HÄCKER gefundenen *Auloceros*-Exemplare (Radiol.) mit konstant-asymmetrischen Stacheln beweisen das Vorkommen von accessorischen Asymmetrien bereits bei Protozoen.

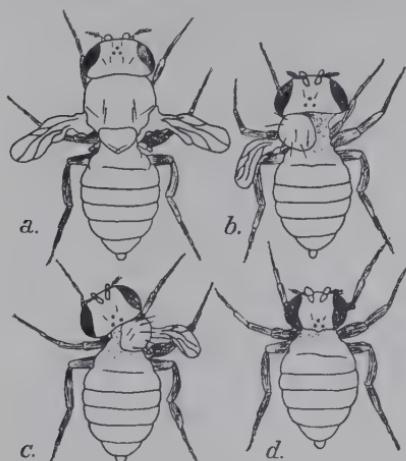


Abb. 17. Hemithorax-Individuen von *Drosophila melanogaster*, als Beispiel einer accessorischen Asymmetrie. a normales stummelflügiges ♀, b hemithorax links, c hemithorax rechts, d Doppelform (Thorax fehlt dorsal vollkommen).

tung zulassen, sobald man sie im Lichte des *R-L*-Problems betrachtet, d. h. sobald man in der Seitigkeit nicht mehr eine isolierte am Menschen beobachtbare Erscheinung, sondern einen Komplex miteinander gekoppelter morphologisch-physiologischer Asymmetrien sieht, wie sie bei Tieren nicht selten sind. Besondere Teilfragen der Seitigkeit können gelöst werden, wenn man geeignet ausgewählte, mit der Seitigkeit direkt vergleichbare tierische Asymmetrien in der gleichen Richtung untersucht (»Surrogatuntersuchungen«, LUDWIG). Indessen sei auf alles dies nicht näher eingegangen, da beabsichtigt ist, die neueren Befunde zur menschlichen Seitigkeit demnächst an anderem Orte zusammenfassend darzustellen²².

Literatur²³.

ALVERDES, FR., Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der niederen Organismen. Berlin 1923. — ARAKI, B., Situs inversus viscerum totalis bei einigen Zwillingen. Nagasaki Igakkai Zassi **13** (1935). — ASCHOFF, L., Roux

²² In der Z. f. menschl. Erblehre. Die Verweise auf »§ 12« im vorhergehenden gelten sinngemäß für diese gesonderte Darstellung.

²³ Bei Arbeiten, die für das zoologische *R-L*-Problem weniger wichtig sind, wurde der Titel weggelassen. Gleches gilt für alle im *RLP* zitierten Arbeiten, die hier durch (+) kenntlich gemacht sind. Ein (+) hinter dem Autornamen bedeutet, daß dessen sämtliche hier zitierte Arbeiten bereits zitiert wurden.

Ob die für natürliche Asymmetrien gefundenen Gesetzmäßigkeiten auch für accessorische Asymmetrien Geltung haben, ist eine offene Frage.

§ 12. Die Seitigkeit des Menschen im Lichte des *R-L*-Problems.

Viele Untersuchungen der letzten vier Jahre haben die Gesetzmäßigkeiten, die ich im *RLP* über die menschliche Seitigkeit aufstellte, bestätigt, auch dort gemachte Voraussagen haben sich erfüllt. Innerhalb dieses Referats auf die Fragenkomplexe der Seitigkeit auch nur oberflächlich einzugehen, ist nicht möglich; es könnte sich höchstens darum handeln, aufzuzeigen, wie viele sonderbare Teilerscheinungen der Seitigkeit (beispielsweise die Minderwertigkeit der Linkser, vgl. § 4, f) sofort eine befriedigende Deu-

Arch. **116** (1929). — ASTAUROFF, B. L. (+), Z. Abstammungslehre **55** (1930). — BELIAJEFF, N. K. (+), Biol. Zbl. **51** (1931). — BETTMANN, Z. Anat. **98** (1932) (2 Artikel). — BÖKER, H. (+), Biol. Zbl. **42** (1922). — Ders., Gegenbaurs Jb. **66** (1931). — BONFIG, R. (+), Z. Zool. **124** (1925). — BOUTERWEK, H., Asymmetrien und Polarität bei erbgleichen Zwillingen. Arch. Rassenbiol. **28** (1934). — BOVERI, TH. (+), Festschr. für C. v. KUPFFER. Jena 1899. — Ders., Festschr. für R. HERTWIG. 3. Jena 1910. — BOYCOTT, A. E., DIVER, C., HARDY, S. and TURNER, F. M., On the inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. Philos. Trans. Roy. Soc. London **219 B** (1931). — BRAGG, A. N., Clockwise rotation in *Paramecium trichium*. Science (N. Y.) **1934**, I. — BREITENBECHER, J. (+), Genetics **10** (1925). — BRIDGES, C. B. u. MORGAN, T. H. (+), Carn. Inst. Publ. Nr. **327** (1923). — BUCCIANTE, L., Morfologia dei vasi centrali della retina e loro rami in alcune coppie di gemelli uniovulari e biovulari. Monit. zool. ital. **45**, Suppl.-Nr. (1935). — BÜHRING, A., Vergleichende Untersuchung am Unterkiefer verschiedener Schaf-rassen. Diss. Halle 1931. — BUSH, S. F. (+), Roux' Arch. **123** (1930). — COMPTON, R. H. (+), Proc. Cambridge philos. Soc. **15** (1910); J. Genet. **2** (1912); IV. Conf. intern. gén. Paris 1913. — COPENHAVER, W. M., Experiments on the development of heart of *Amblystoma punctatum*. J. of exper. Zool. **43** (1926). — CRAMPTON, H. E. (+), Sciences (N. Y.) **59** (1924); Publ. Carnegie Inst. Washington **228 a** (1925); Amer. Naturalist **59** (1925). — DAHLBERG, G. (+), Z. f. Abstammungslehre **53** (1930). — DANKMEIJER, J., De Beteekens van vingerafdrukken voor het anthropologisch onderzoek. Diss. Utrecht 1934. — DANTSCHAKOFF, V. et GUELIN-S(C)HEDRINA, Keimzelle und Gonade VI. Z. Zellforschg. **19** (1933); ferner CR. Soc. Biol. **109** (1932). — DARESTE, C., C. R. Acad. Sci. Paris **63** (1877). — DAWES, B., A study of normal and regenerative growth in the pistol-crab, *Alpheus dentipes* (Guér.), with special reference to the phenomenon of chela reversal. Roux' Arch. **131** (1934); ferner ebda. **130** (1933). — DEFRETN, R., Bull. Soc. zool. France **59** (1934). — DIEL, W., Roux' Arch. **127** (1932). — DUERDEN, J. E., Spirals and twists of Negro hair. Nature (Lond.) **1933**, II. — Ders., Spirality in the growth of wool fibers. Science (N. Y.) **1934**, I. — DUNCKER, G. (+), Roux' Arch. **17** (1904). — DUNSCHEN, F. (+), Roux' Arch. **115** (1929). — EKMAN, G., Neue experimentelle Beiträge zur frühesten Entwicklung des Amphibienherzens. Soc. Sci. Fennica. Comment. biol. I, 9 (1924); Experimentelle Beiträge zur Herzentwicklung der Amphibien. Roux' Arch. **106** (1925); Experimentelle Untersuchungen über die früheste Herzentwicklung bei *Rana fusca*. Roux' Arch. **116** (1929). — FEDOROW, zit. in BRAUS, H., Anat. Anz., Erg.-Bd. zu **53** (1920). — FLACH (+), Mitt. naturwiss. Ver. Aschaffenburg **6** (1907). — FOERSTER, A., Die Mißbildungen des Menschen. Jena 1867. — FRANKHAUSER, G., The origin of asymmetry in the egg of *Triton* as shown by the artificial production of *situs inversus viscerum*. Anat. Rec. **45** (1930). — GADOW, H. (+), Jena Z. Naturwiss. **13** (1879). — GOERTTLER, K., Die Bedeutung der ventrolateralen Mesodermbezirke für die Herzanlage der Amphibienkeime. Anat. Anz. Suppl. **66** (1928). — GRÜNEBERG, H., The causes of asymmetries in animals. Amer. Naturalist **69** (1935). — GÜNTHER, H. (+), Biol. Zbl. **43** (1923). — HARA, S., Z. Morph. u. Anthropol. **30** (1932). — HÄMMERLING, J., Die Umkehrung der Polarität des ungefurchten Eies von *Rana fusca* und ihre Folgeerscheinungen. Roux' Arch. **110** (1927). — HEINONEN, O., Anisotropie und Zwillingsforschung. Duodecim (Helsingfors) **47** (1931). — HÖRSTADIUS, S., Ark. Zool. (schwed.) (B) **17**, Nr. 6, 7, 8 (1925). — HOVASSE, R., L'énan-tiomorphie des squelettes chez les silicoflagellés. Bull. Soc. zool. France **57** (1932). — HSIA, F.-T., Z. Zool. **145** (1934). — HUBER, W., Untersuchungen über die Genese der Asymmetrien am Kopf von *Loxia curvirostra*. Gegenbaurs Jb. **71** (1933). — HUXLEY, J. S. u. CALLOW, F. S., A note on the asymmetry of male fidler-crabs (*Uca pugilator*). Roux' Arch. **129** (1933). — JAPHA, A. (+), Verh. phys. Anthropol. 1926. — IMAI, Y. (+), Botanic. Mag. **41** (1927). — IRIKI, S., Studies on amphibian chromosomes V. Sci. Rep. Tokyo Bonrika Daigaku (B) **1** (1932). — KAESTNER, S., Anat. Anz. **29** (1906/07) und spätere Arbeiten. — KEILBACH, R., Über asymmetrische Flügellage bei Insekten und ihre Beziehungen zu anderen Asymmetrien. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **29** (1934). — KETTLER, G., Z. Konstitutionslehre **16** (1932). — KIRCHMAIR, M., Z. Morph. u. Anthropol. **33** (1935) (2 Artikel). — KOCH, W. (+), Zool. Anz. **93** (1931). — KOLLER, P. C., The internal mechanics of the chromosomes IV. Proc. Roy. Soc. London (B) **118** (1935). — KOMAI, T.

a. FUKUOKA, G., A study on the frequency of left-handedness and left-footedness among Japanese school children. *Human. biol.* **6** (1934). — LARRABEE, A. P. (+), *Proc. amer. Acad. Arts Sc.* **42** (1906). — LAUTERBACH, C. E. u. KNIGHT, J. B. (+), *J. Hered.* **18** (1927). — LECHE, S. M., Handedness and bimanual dermatoglyphic differences. *Amer. J. Anat.* **53** (1933). — LUDWIG, W. (+), *Verh. dtsch. zool. Ges.* **1929**. — Ders., *Verh. dtsch. zool. Ges.* **1931**. — Ders., Seitenstetigkeit niederer Tiere im Ein- und Zweilichtversuch, *I. Z. Zool.* **144** (1933); *II. ebda.* **146** (1934). — Ders., »Surrogatuntersuchungen« zur menschlichen Seitigkeit am tierischen Objekt. *Fortschr. u. Fortschr.* **10** (1934). — Ders., Analogien zwischen Bestimmung des Geschlechtes und Bestimmung der Asymmetrieform. *Biol. Zbl.* **55** (1935). — Ders., Das Rechts-Links-Problem im Tierreich und beim Menschen. Berlin 1932 (= Monogr. a. d. Gesamtgeb. der Physiol. Bd. **27**). — LUTZ, F. E. (+), *Amer. Naturalist* **42** (1908). — MACBRIDGE, E. W. (+), *Quart. J. microsc. Sci.* **58** (1913); *Proc. Roy. Soc. London (B)* **90** (1918). — MANGOLD, O. (+), *Roux' Arch.* **48** (1921). — Ders., Hauptprobleme der Entwicklungsmechanik. *Verh. dtsch. zool. Ges.* **1925**. — MAYER, A. G. (+), *Mem. Comp. Zool. Cambridge* **26** (1902). — MEYER, R. (+), *Roux' Arch.* **37** (1913). — MEYER-HEYDENHAGEN, G., Die palmaren Hautleisten der Zwillinge. *Z. Morph. u. Anthropol.* **33** (1934). — MORGAN, T. H. (+), *Biol. Bull.* **6** (1904); *Amer. Naturalist* **57** (1923); *ebda.* **58** (1924); *Sci. Monthly* **18** (1924). — MORRILL, C. V. (+), *Anat. Rec.* **16** (1919). — MÜLLER, K. J., Über normale Entwicklung, inverse Asymmetrie und Doppelbildungen bei Clepsine sexoculata. *Z. Zool.* **142** (1932). — NARASIMHAMURTI, N., Double hydropore in the development of *Asterias glacialis*. *J. exp. Biol.* **10** (1933). — NEWMAN, H. H. (+), The biology of twins. Chigaco 1917; Physiology of twinning. Chigaco 1923; Studies in human twins. II. Asymmetry or mirror imaging in identical twins. *Biol. Bull.* **55** (1928); Palmar dermatoglyphics of twins. *Amer. J. physiol. Anthropol.* **14** (1930); (+) *J. Genet.* **23** (1930); Dermatoglyphics and the problem of handedness. *Amer. J. Anat.* **55** (1934); über Echinodermen: (+) *J. of exper. Zool.* **33** (1921); *Anat. Rec.* **26** (1921); *Biol. Bull.* **49** (1925). — OHSHTMA, H. (+), *Quart. J. microsc. Sci.* **66** (1922); *Proc. Roy. Soc. London (B)* **92** (1921). — OKADA, Y. K., Remarks on the reversible Asymmetry in the opercula of the Polychaete Hydrodides. *J. Mar. Biol. Ass. Plymouth* **18** (1933). — OBONAI, T., zit. bei KOMAI u. FUKUOKA. — ÖSTERTAG, M. u. SPAICH, D., Diskordantes Auftreten einer isolierten kongenitalen Dextrokardie bei einem eineiigen Zwillingsspaar. *Z. Konstitutionslehre* **19** (1935). — PARKER, G. H. (+), *Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge* **40** (1903). — PASSOW, A., Über gleichseitige Vererbung von sektorenförmiger Iripigmentierung, zugleich ein Beitrag zur Frage der gleichseitigen Vererbung überhaupt. *Arch. Rassenbiol.* **26** (1932). — PENNERS, A., SCHULTZESCHER Umdrehungsversuch an ungefurchten Froschieri. *Roux' Arch.* **116** (1929). — PERNKOPF, E. (+), *Z. Anat.* **79** (1926). — PERNKOPF, E. (+) u. WIRTINGER, W., Das Wesen der Transposition im Gebiete des Herzens usw. *Virchows Arch.* **295** (1935). — PRESSLER, K. (+), *Roux' Arch.* **32** (1911). — PRZIBRAM, H. (+), *Roux' Arch.* **11** (1901); *ebda.* **13** (1902); *ebda.* **19** (1905); *ebda.* **25** (1908); *Zbl. Physiol.* **22** (1908); *Roux' Arch.* **43** (1918). — Ders., Connecting laws in animal morphology. London 1931. — QUELPRUD, TH., Zur Erblichkeit des DARWINSCHEN Höckerchens. *Z. Morph. u. Anthropol.* **34** (1934). — RABAUD, E., *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* **1898**; *ebda.* **1900**; *Anat. Anz.* **29** (1907). — REICH, Schriftl. Mitteilung. — RIETSCHEL, P. E., Über eine neue Hymenolepis aus einem Kolibri. Zugleich ein Beitrag zum Rechts-Links-Problem bei den Cestoden. *Zool. Anz.* **105** (1934). — RIFE, D. C., *J. Hered.* **24** (1933) (2 Artikel). — RUNNSTRÖM, J. (+), *Ark. Zool. (schwed.)* **17** (1925); *Roux' Arch.* **46** (1920). — RUUD, G. u. SPEMANN, H., Die Entwicklung isolierter dorsaler und lateraler Gastrulahälften von *Triton taeniatus* und *alpestris*, ihre Regulation und Post-generation. *Roux' Arch.* **52-97** (1923). — SCHLEIP, W., Die Determination in der Primitiventwicklung. Leipzig 1929. — SCHMUCKER, TH., Rechts- und Links-Tendenz bei Pflanzen. *Beih. z. botan. Zbl.* **41** (1924). — SCHÜTZ, H., zit. in SPEMANN 1928. — SCHULZE, P. (+), *Arch. Zellforschg.* **16** (1922). — SHIMADA, K., *Fol. anat. jap.* **13** (1935). — SPEMANN, H. (+), *Verh. dtsch. zool. Ges.* **1906**; *Roux' Arch.* **43** (1918); Die Entwicklung seitlicher und dorsoventraler Keimhälften bei verzögterer Kernversorgung. *Z. Zool.* **132** (1928). — SPEMANN, H. u. FALKENBERG, H. † (+), *Roux' Arch.* **45** (1919). — STOCKS, P. u. KARN, M. N., A biometric investigation of twins and their brothers and sisters. II. *Annals Eugenics* **5** (1933).

— STÖHR, PH. JUN., Roux' Arch. **106** (1925). — ZUR STRASSEN, O. L. (+), Roux' Arch. **3** (1896); Zoologica **17**, H. 40 (1906). — STURTEVANT, A. H. (+), Science (N. Y.) **58** (1923). — SZERSENWOL, J., Les conditions embryologiques qui mènent à la formation d'un cœur unique ou double, ainsi que celles qui cause l'asymétrie normale ou inverse de l'organe pulsatile des embryons de Poulet omphalocéphales produits expérimentalement. Archives d'Anat. **17** (1933); ferner: CR. Soc. Biol. Paris **113** (1933) (2 Artikel). — STEUER, A., Copepoda 6: Pleuromamma. Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exp. **1932** (1932) 241. — SWETT, F. H. (+), Anat. Rec. **22** (1921). — TAKEYA, S., J. orient. Med. **18** (1933). — TAZELAAR, M. A., Roux' Arch. **129** (1933) (2 Artikel). — TITZ, G., Das Spiegelbild bei eineigenen Zwillingen mit besonderer Berücksichtigung des Gebisses. Diss. Münster 1934. — v. VERSCHUER, O. (+), Z. Morph. u. Anthropol. **27** (1929); (+) Erg. inn. Med. **31** (1927); Ergebnisse der Zwillingsforschung. Verh. Ges. phys. Anthropol. **6** (1931); Z. Abstammungslehre **61** (1932). — WARYNSKI, S., Rec. Zool. Suisse **1** (1884); Thèse méd., Genève 1886. — WARYNSKI, ST. u. FOL, H. (+), Rev. Zool. Suisse **1** (1884). — WATANABE, zit. bei KOMAI u. FUKUOKA. — WEIGMANN, R., Über das Vorkommen von Spiralaristern in den Richtungsspindeln von *Physa fontinalis* L. und *Limnaea stagnalis* L. Z. Zool. **131** (1928). — WIENER, A. S., Observation on the manner of clasping the hands and folding the arms. Amer. Naturalist **66** (1932). — WILDER, H. H., Amer. J. Anat. **3** (1904). — WILHELMI, H. (+), Erg. Anat. **54** (1920); Roux' Arch. **46** (1920); ebda. **48** (1921). — WILSON, E. B. (+), Biol. Bull. **4** (1903). — WILSON, P. T. a. JONES, H. E., Lefthandedness in twins. Genetics **17** (1932). — WOLFF, E., C. R. Soc. Biol. Paris **112** (1933) (3 Artikel); CR. Acad. Sci. Paris **196** (1933); Archives d'Anat. **16** (1933). — ZELENÝ, CH. (+), Roux' Arch. **13** (1902); J. exper. Zool. **2** (1905) (2 Artikel).

6. Herr Dr. W. LUTHER, Erlangen:

Potenzprüfungen an isolierten Teilstücken der Forellenkeimscheibe.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen.)

(Mit 1 Abbildung.)

Die Entwicklungsphysiologie des Knochenfischeies ist im Vergleich zu unseren Kenntnissen vom Amphibienkeim noch recht wenig untersucht. Es mußten erst Methoden geschaffen werden, die diese Eier experimentellen Eingriffen zugänglich machen.

Eine dieser Methoden ist die von O. MANGOLD im Jahre 1931 angegebene Isolation einzelner Teilstücke des Forellenkeimes im Dottersack älterer Larven. Eine junge Keimscheibe etwa auf dem Blastula- oder Gastrulastadium wird von dem darunterliegenden Dotter befreit, in mehrere Teilstücke zerlegt und mit Hilfe einer Glasrinne durch einen Hautschnitt in das Coelom des Dottersackes einer eben geschlüpften jungen Forelle gebracht. Die Stücke heilen dort ein, werden vom Wirtsorganismus ernährt und können so etwa 2—3 Wochen lang bis zur vollständigen Resorption des Dotters aufgezogen werden.

Die Deutung der in solchen Versuchen beobachteten Organ-differenzierungen setzt die Kenntnis der Verteilung der Organ-anlagen in der Keimscheibe zu Beginn der Operation voraus.

J. PASTEELS hat 1936 ein genaues Schema der Anlagen-verteilung in der Forellenkeimscheibe vor und während der Gastrulation angegeben. Für uns ist dabei vor allem wichtig, daß sich die Keimscheibe vom frühen Gastrulastadium an durch einen

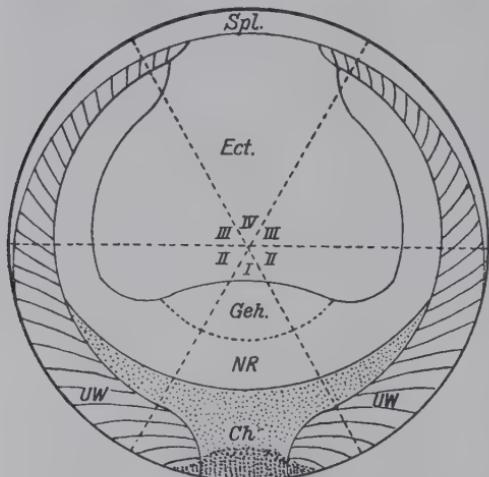


Abb. 1. Anlagenschema der Forellenkeimscheibe zu Beginn der Gastrulation (nach J. PASTEELS, 1936). Ch = Chorda, Ect = Ektoderm, Geh. = Gehirnanlage, NR = Neuralrohranlage, Spl = Seitenplatte und caudales Mesoderm, UW = Urwirbel. Das Endoderm und die praechordale Platte sind auf diesem Stadium schon nach innen umgeschlagen und daher nicht sichtbar.

Stadium: Gastrula Ib.

Schnitt senkrecht zur Hauptachse des späteren Embryo in zwei der Masse nach ziemlich gleiche, der prospectiven Bedeutung nach jedoch sehr verschiedene Hälften zerlegen läßt. Die eine — die embryonale Hälften — enthält die ganze Chorda, das ganze Kopfnervensystem mit den Sinnesorganen, daneben noch Urwirbelmaterial und Endoderm. Die extraembryonale Hälften dagegen enthält keine Chorda, kein Kopfnervensystem, dagegen fast das ganze

Ektoderm des späteren Dottersackes, daneben Rumpfmuskulatur und Rumpfnervensystem.

In den im folgenden zu beschreibenden Versuchen wurde stets so vorgegangen, daß zunächst die embryonale von der extraembryonalen Hälften getrennt wurde. Dann wurde jede dieser Hälften durch zwei weitere Schnitte in je drei gleichgroße Sektoren — einen Mittelsektor und zwei Seitenteile — zerlegt, die sich in ihrem Anlagenbestand weniger stark unterscheiden. Jedes dieser 6 Teilstücke wurde dann für sich im Dottersacke einer Forellenlarve aufgezogen und seine Differenzierungsleistung nach etwa 14-tägiger Kultur untersucht.

Die Tabelle 1 zeigt die Entwicklung von Transplantaten aus späten Blastulastadien kurz vor Beginn der Gastrulation. Jüngere Stücke verhalten sich ebenso, nur ist infolge der sehr lockeren

Tabelle 1.
Blastula, 4—8 Tage alt, Viertel.

	unders.	undiff.	Diff.	Neural	Chorda	Urwirb.	Hörbl.	Darm
Absolut	103	10	93	87	86	21	20	62
Prozent	100	9	91	87	86	21	20	62

Zellstruktur auf diesen Stadien die Einheilung und Erhaltung der Stücke nicht so gut wie auf älteren Stadien, und der Prozentsatz der undifferenzierten Transplantate daher höher. Die älteren Teilstücke dagegen entwickeln sich, wie die Tabelle zeigt, nahezu hundertprozentig zu großen, vielfach sehr komplizierten Organkomplexen. Neben den in der Tabelle genannten Organsystemen wurden noch zahlreiche andere gebildet, vor allem Blutgefäße mit Blutzellen, Bindegewebe, wahrscheinlich Augen, Nierenkanälchen usw. Interessant ist nun, daß sich bis zum Beginn der Gastrulation keinerlei Unterschiede im Verhalten der Teilstücke aus der extraembryonalen Hälfte gegenüber solchen aus der embryonalen Hälfte nachweisen lassen. So tritt z. B. Chorda in den Transplantaten fast regelmäßig auf, trotzdem diese ja z. T. gar kein Chordamaterial enthalten. Ebenso bilden die extraembryonalen Teilstücke regelmäßig Kopforgane, z. B. Hörblasen, und zwar ebenso reichlich und häufig wie die embryonalen Stücke.

Wir können also die beobachteten Differenzierungsleistungen keinesfalls als eine Selbstdifferenzierung von bereits prädeterrinierten Organanlagen auffassen. Es scheint vielmehr so zu sein, daß jedes Teilstück unter dem Einfluß der Isolierung versucht, einen ganzen Embryo aufzubauen, und daß nur der Druck des umgebenden Wirtsgewebes die normale Anordnung der Organe verhindert. Wir hätten somit einen Regulationsvorgang vor uns, ähnlich wie in dem bekannten Schnürungsexperiment bei *Triton*, wo jede Hälfte einer Blastula für sich einen ganzen vollständigen Embryo entstehen lassen kann. Auf die Rolle des sogen. „Organisators“ bei dieser Regulation werden wir später noch näher eingehen müssen.

Embryonale und extraembryonale Stücke aus der Blastula sind also ihrer Potenz nach nicht merkbar verschieden. Dies wird sofort anders, sobald am Hinterrande des Embryonalsektors die Gastrulation der Keimscheibe beginnt. Das Verhalten der embryonalen Hälfte ändert sich zunächst noch nicht:

Tabelle 2.
Gastrula Ia—IIa, embryonale Hälften.

	unters.	undiff.	Diff.	Neural	Chorda	Urwirb.	Hörbl.	Darm
Embryonalsektor abs.	33	1	32	32	30	21	10	23
Proz.	100	3	97	97	90	63	30	69
Embr. Seitenteile abs.	50	8	42	39	34	28	18	32
Proz.	100	16	84	78	68	86	36	64

Die Tab. 2 zeigt die Differenzierungsergebnisse mit embryonalen Teilstücken aus frühen und mittleren Gastrulastadien. Es wurde unterschieden zwischen jüngeren Gastrulae (Gastrula I) mit noch nicht oder noch unvollständig ausgebildetem Randring und mittleren bzw. späten Gastrulae (Gastrula II) mit ringsum eingeschlagenem Mesodermrand. Innerhalb dieser zwei Stadien wurde noch unterteilt in Gastrula Ia und Gastrula Ib je nach dem Grad der Mesodermeinwanderung, und ebenso in Gastrula IIa und IIb, die sich dadurch unterscheiden, daß mit Abschluß des Stadiums IIa eine plötzliche, rasche Ausbreitung der extraembryonalen Hälften über den Dotter einsetzt, die zur Umwachsung des Dottersackes führt. Das Stadium IIb leitet über zum Neurulastadium, das durch die verdickte Medullarplatte und die darauffolgende Streckung der Rumpfanlage gekennzeichnet ist. Der Gastrulationsvorgang dauert bei der Forelle auch nach Ausbildung der Medullarplatte bis zur völligen Überwachsung des Dotters am Hinterende der Keimscheibe im sogen. Randknopf noch weiter an.

Bis zum Stadium IIa verhielten sich die embryonalen Teile der Gastrula durchaus ebenso wie die Stücke aus der Blastula. Ein Vergleich der von den Seitenteilen gegenüber dem Mittelteil gebildeten Chordamengen macht es auch hier wahrscheinlich, daß die beobachtete Organbildung keine Selbstdifferenzierung der im PASTEELSSCHEN Schema dargestellten Anlagengruppen, sondern einen Regulationsvorgang darstellt. Die Spezifität der Keimblätter scheint dabei jedoch erhalten zu bleiben. Die Mannigfaltigkeit der gebildeten Organe ist womöglich noch größer als bei den Stücken aus der Blastula.

Ganz anders dagegen verhält sich die extraembryonale Hälften. Wir betrachten zuerst den Mittelsektor, also den Teil, der der Embryonalanlage genau gegenüber liegt:

Tabelle 3.
Extraembryonale Hälfte, Mittelsektor.

		unders.	undiff.	Diff.	Neural	Chorda	Urwirb.	Hörbl.	Darm
Gastrula Ia	absolut Proz.	25 100	20 80	5 20	2 8	1 4	4 16	— —	5 20
Gastrula Ib	absolut Proz.	26 100	26 100	— —	— —	— —	— —	— —	— —
Gastrula IIa	absolut Proz.	24 100	23 96	1*) —	— —	— —	— —	— —	— —
Gastrula IIb	absolut Proz.	25 100	22 88	3 12	— —	— —	1 4	— —	2 8

Auf dem allerfrühesten Gastrulastadium, Gastrulae Ia, waren von 25 Transplantaten nur 5 differenziert. Unter diesen waren nur 2, die Neuralrohre enthielten, und ein einziges mit Chorda. Schon auf dem wenig älteren Stadium Ib konnte kein einziges differenziertes Transplantat mehr erhalten werden, und so bleibt es, mit Ausnahme von einigen Fällen, in denen winzige Reste von Darm oder Muskelgewebe inmitten von undifferenzierten Epithelmassen gefunden wurden. Der mit einem *) bezeichnete Fall ist eine Ausnahme, auf die hier nicht weiter eingegangen werden soll, — hier hat offenbar eine Induktion vorgelegen.

Die Seitenteile der extraembryonalen Hälfte behalten ihre Differenzierungsfähigkeit etwas länger. Im Stadium Gastrula Ia waren noch 42 % differenziert, allerdings nur wenige Stücke mit Neuralrohr und Chorda. Auch im Stadium Gastrula Ib konnten noch Nervengewebe und Chorda vorkommen. Dann ist es aber auch hier aus, abgesehen von einem einzigen Transplantat mit drei winzigen Urwirbeln inmitten von undifferenziertem Gewebe. Gleichzeitig beobachtet man auch im äußeren Verhalten der Transplantate eine Veränderung. Die Stücke aus der Blastula suchen sich zusammenzuziehen und abzurunden — die extraembryonalen Stücke der Gastrula dagegen breiten sich aus, als ob sie einen nicht mehr vorhandenen Dottersack zu umwachsen hätten. In ihrem Inneren bestehen sie aus lockeren, großzelligen Gewebsklumpen wahrscheinlich ektodermaler Herkunft und dichten Massen, die wahrscheinlich den Mesodermanteil des Stückes darstellen. Irgendwelche Organbildung ist in keinem von beiden zu beobachten.

Tabelle 4.
Extraembryonale Hälften, Seitenteile.

		unders.	undiff.	Diff.	Neural	Chorda	Urwirb.	Hörbl.	Darm
Gastrula Ia	absolut	40	23	17	8	4	10	4	14
	Proz.	100	58	42	20	10	25	10	35
Gastrula Ib	absolut	32	29	3	2	2	1	1	3
	Proz.	100	90	10	6	6	3	3	10
Gastrula IIa	absolut	23	23	—	—	—	—	—	—
	Proz.	100	100	—	—	—	—	—	—
Gastrula IIb	absolut	25	24	1	—	—	1	—	—
	Proz.	100	96	4	—	—	4	—	—

Dieses Abklingen der Differenzierungsbereitschaft während der Gastrulation beruht nicht auf einer Abwanderung des differenzierungsfähigen Materials. Wir wissen aus Vitalfarbeversuchen, daß die Anlagen des Rumpfnervensystems und der Rumpfmuskulatur noch auf späten Gastrulastadien weit in die extraembryonale Hälften hineinreichen. Es scheint also den Zellen irgend etwas zu fehlen, was ihre Differenzierung erst ermöglicht.

Wir beobachten die gleiche Erscheinung, wenn wir bei einem ganzen geöffneten Forellenei den Embryonalsektor im Gastrulastadium entfernen. Betrug die Breite des entfernten Stückes weniger als 90°, so erfolgt u. U. vollständige Regulation. War das entfernte Stück jedoch größer, so sind die übrigen drei Viertel der Keimscheibe nicht mehr imstande, Achsenorgane zu bilden. Wir erhalten ein Blastoderm mit ringsum gleichmäßig verdicktem Randring, das den Dotter umwächst, ohne eine Embryonalanlage zu bilden (Luther 1935).

Wir haben also im extraembryonalen Teil der Forellengastrula ein Beispiel für die abhängige Differenzierung eines Keimbezirkes vor uns. Das Material aller drei Keimblätter ist da — aber es ist nicht imstande, seine Potenzen zu verwirklichen, solange es nicht durch einen Einfluß vom Organisationszentrum aus, eine »Organisatorwirkung«, dazu veranlaßt wird. Wir wissen aus früheren Versuchen, daß dieser Organisationsfaktor im Material des späteren Urdarmdaches lokalisiert ist, und daß er höchstwahrscheinlich bei Amphibien, Vögeln und Fischen der gleiche ist.

In dem eingangs erwähnten Schnürungsversuch bei *Triton* erhält man entweder zwei ganze verkleinerte Zwillingsembryonen oder einen Embryo und ein undifferenziertes „Bauchstück“, eine Art Dottersack, je nachdem das abgeschnürte Stück »Organisator«-Material aus der oberen Urmundlippe enthielt oder nicht. Das Verhalten der Keimscheiben ohne Embryonalsektor und der extraembryonalen Teilstücke aus der mittleren bis späten Gastrula entspricht nun durchaus dem eines solchen *Triton*-Bauchstückes. Was aber neu ist, das ist die Tatsache, daß diese Abhängigkeit der Differenzierung nicht wie bei *Triton* von Anfang an besteht, sondern daß sie sich erst zu Beginn der Gastrulation allmählich herausbildet, und zwar im Sinne eines Gefälles, eines »physiologischen Gradientenfeldes« (um einen Ausdruck von CHILD zu gebrauchen), das sich zwischen dem embryonalen und dem extraembryonalen Mittelteil ringförmig nach beiden Seiten hin ausbreitet.

Der Unterschied zwischen induzierendem und reagierendem Material scheint somit, wenigstens soweit er das Mesoderm der Randzone betrifft, von quantitativer, nicht qualitativer Art zu sein. Das Ektoderm bzw. die praesumptive Medullarplatte verhält sich, wie an anderer Stelle gezeigt werden soll, völlig passiv. Ihre Abhängigkeit ist, ebenso wie bei den Amphibien, eine vollständige; niemals wurde Selbstdifferenzierung von Medullarmaterial ohne gleichzeitige Anwesenheit von mesodermalen Achsenorganen beobachtet. Innerhalb der Mesodermzone jedoch scheint zwischen abhängig und unabhängig sich differenzierenden Bezirken nur ein gradueller, kein prinzipieller Unterschied zu bestehen.

Der Forellenkeim gibt uns damit einige neue Gesichtspunkte für die Beurteilung des Organisationsgeschehens:

Wir können uns vorstellen, daß die Differenzierungsfähigkeit eines Keimbezirkes abhängig ist von einem ganz bestimmten Aktivitätszustand seiner Zellen. Dieser ist am höchsten im medianen Teil des Embryonalsektors, dem Organisationszentrum; wird dieses entfernt, so tritt das angrenzende seitliche Material an seine Stelle, vorausgesetzt, daß seine Aktivität überhaupt noch ausreicht, um die Organbildung im Gang zu bringen. Dies ist, wie in dem vorhin erwähnten Extirpationsversuch gezeigt werden konnte, in der jungen Gastrula bis zu einer Breite von 45° rechts und links von der Medianebene der Fall.

Darüber hinaus reicht die Aktivität des Materials nicht mehr aus, um die Differenzierung einzuleiten. Wir beobachteten daher, wenn das Organisationszentrum entfernt wurde, nur Ausbreitung, Wachstum ohne Differenzierung. Als »Organisator« kann nun jeder Stoff, überhaupt jede Umweltveränderung wirken, die den Aktivitätszustand der Zellen soweit erhöht, daß ein gewisser Schwellenwert überschritten wird. Ein solcher Faktor ist z. B. im Transplantationsversuch im Dottersack vorhanden — vielleicht als chemischer Stoff in den Körpersäften des Wirtes —, und zwar in einer Konzentration, die z. B. im Stadium Gastrula Ib gerade eben noch ausreicht, um die im Extirpationsversuch bereits regulationsunfähig gewordenen extraembryonalen Seitenteile zu aktivieren, nicht mehr jedoch den extraembryonalen Mittelteil. Bringen wir jedoch einen stärkeren Induktor, etwa ein Stück Urdarmdach unter den gleichen Mittelteil, so kann auch dieser, wie früher gezeigt wurde, eine ganze Embryonalanlage aufbauen.

Ein anderer wichtiger Gesichtspunkt ist die vorhin erwähnte Beziehung zwischen Differenzierungsbereitschaft und Ausbreitungstendenz. Je mehr die Differenzierungsbereitschaft nachläßt, um so stärker ist das Bestreben der Teilstücke, sich auszubreiten und zu wachsen. Ein ähnlicher Gegensatz zwischen Wachstum und Differenzierung ist auch den Gewebezüchtern schon lange bekannt. Wenn die Organisatorwirkung, wie wir annahmen, auf einer Stimulation bestimmter Zellvorgänge beruht, könnte es für die physiologische Chemie eine dankbare Aufgabe sein, den Stoffwechsel der wachstumsaktiven, extraembryonalen und der differenzierungsaktiven embryonalen Teile des selben Keimmaterials getrennt zu untersuchen. Ich bin überzeugt, daß sich daraus wichtige Schlüsse auf die Art der chemischen Wirksamkeit der sogenannten Organisatorstoffe würden gewinnen lassen.

Die bisher besprochenen Wirkungen des Organisationszentrums fallen mit dem eigentlichen Determinationsvorgang, d. h. mit der Festlegung der einzelnen Teile des normalen oder des neugebildeten Systems, nicht unbedingt zusammen. Die Determination der Organanlagen wird im Transplantationsversuch erkennbar zu der Zeit, wenn die Unterlagerung des Kopfteiles vollendet ist und die Bildung der Medullarplatte beginnt. Zu diesem Zeitpunkt (späte Gastrula IIb bis junge Neurula) ändert sich das Verhalten der embryonalen Seitenteile, die sich

bisher ebenso verhielten wie der Mittelteil, in sehr charakteristischer Weise. Wir finden zwar noch Nervensystem und in vereinzelten Fällen sogar kleine Reste von Chorda, aber die Hauptmasse des Transplantates besteht nicht mehr aus diesen Organen, sondern aus Epithelien, Bindegewebe, Blutgefäßen, Darm und anderen nichtachsialen Bildungen. Das Nervengewebe bildet rundliche, scharf abgegrenzte Komplexe mit asymmetrischem Lumen, die verhältnismäßig klein und ganz an den Rand des Stückes verdrängt erscheinen. Wir können annehmen, daß es sich hier nicht mehr um einen Regulationsvorgang, sondern um die Selbstdifferenzierung von seitlichen Teilen eines zum mindesten schon adeterminierten Embryonalschildes handelt. Da, wo am Rande des Stückes die Medullarplatte usw. angeschnitten worden ist, entwickeln sich diese Stücke weiter, sie sind aber nicht mehr imstande, wie die jungen Transplantate sich aus dem angrenzenden nichtachsialen Gewebe zu ergänzen. Dieses differenziert sich herkunftsgemäß zu Blutgefäßen, Bindegewebe usw., wobei selbstverständlich möglich ist, daß Selbstdifferenzierung und Regulation sich in manchen, namentlich in jungen Stücken, gelegentlich überschneiden. Im ganzen kann man jedoch annehmen, daß mit dem Beginn der Neurulation die Determination der Organanlagen im vorderen Teil des Embryonalschildes vollzogen ist. Defektversuche, die auch von früheren Forschern und an anderen Fischarten durchgeführt worden sind, bestätigen diesen Befund.

Über die Determination der caudalen Teile, also des ganzen Rumpfes und Schwanzes, die durch Streckung des Randknopfes unter gleichzeitiger Hinzuziehung von extraembryonalem Randringmaterial entstehen, wissen wir noch sehr wenig. Sie scheint successive zu erfolgen, in dem Maße, wie das Material am Hinterende der Keimscheibe zusammenrückt, wobei es gleichzeitig in Berührung mit dem Organisationszentrum kommt und damit den notwendigen Anreiz zur Organdifferenzierung erhält. Für einen Keim mit so langsamer Entwicklung wie die Forelle ist eine hohe Regulationsfähigkeit naturgemäß von größter Wichtigkeit. Andererseits kann durch die weite räumliche Auseinandersetzung der Keimbezirke der korrelative Zusammenhang der einzelnen Teile nur ein sehr lockerer sein. Durch das Nachlassen der Differenzierungsbereitschaft der extraembryonalen Bezirke unter gleichzeitiger Steigerung der Ausbreitungstendenz wird einerseits der Dotter rasch umwachsen und andererseits eine

»physiologische Isolierung« der entfernteren Teile vermieden, und so der successive Aufbau des Embryonalkörpers zu einem harmonischen Ganzen sichergestellt.

Literatur:

LUTHER, W., Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Forellenei. Biol. Zbl. **55** (1935). — MANGOLD, O., Transplantation und Isolationsversuche an Forellen. Naturwiss. **19** (1931). — PASTEELS, J., Etudes sur la gastrulation des Vertébrés Méroblastiques. I. Télostéens. Arch. Biol. **47** (1936).

7. Herr Dr. MARTIN SCHNETTER (Zoologisches Institut Erlangen):

Die Entwicklung von Zwerghlarven in geschnürten Bieneneiern.

(Mit 4 Abbildungen.)

Im Ei der Honigbiene ist bis zu einem gewissen Zeitpunkt ein Regulationsvermögen vorhanden, wie die Ausbildung von Zwerghlarven nach Schnürungsexperimenten zeigt (SCHNETTER 1934a¹). Und zwar kann man von dem langgestreckten Ei, dessen Länge gleich hundert Teilstriche gesetzt wird, bis 21 Tlstr., also über $\frac{1}{5}$ am Vorderende abschnüren, ohne daß Defektbildung auftritt. Diese Erscheinung gilt für Schnürungen im frühen Blastodermstadium. Hinter der Schnur bildet sich dann ein in der Länge ungefähr harmonisch verkleinerter Embryo (Abb. 1b). Im späten Blastodermstadium verschwindet dieses Regulationsvermögen und macht ausgesprochener Mosaikentwicklung Platz. Wenn gleiche Teile abgeschnürt werden, entsteht eine Teilbildung, bei der der gesamte Vorderkopf fehlt (Abb. 1c).

In der Zwischenzeit muß damit die Determination der Organbeizirke erfolgt sein. Auf der Suche nach einer Antwort auf die allgemeine Frage, wie sich dieser Vorgang vollzieht, ist es bei der Biene auf Grund technischer und struktureller Voraussetzungen im Ei angebracht, folgende Erscheinungen zu untersuchen:

1. Welche sichtbaren morphologischen Änderungen vollziehen sich in der Zeit zwischen den beiden Blastodermstadien mit so verschiedenem Determinationszustand?

¹ Roux' Arch. **131** (1934).

2. Wie unterscheidet sich die Entwicklung von Zwer- und Defektbildungen vom Augenblick des Experimentes an?

Zeigt sich das Eintreten oder das Ausbleiben von Regulation erst bei der Organsonderung oder läßt sich das schon bei den vorhergehenden Differenzierungsprozessen im Blastula- und Gastrula-stadium erkennen?

Ich beschränke mich hierbei auf Experimente, bei denen in den beiden ge-nannten Blastodermstadien gleichgroße Teile, etwa 20 Tlstr., am vorderen Pol abgeschnürt wurden, so daß bis auf die Zeit alle anderen äußeren Voraussetzungen gleich sind.

Morphologische Unterschiede der beiden Experimentierstadien. Im frühen Blastoderm-stadium besteht das Blastoderm aus einem sehr lockeren Epithel flacher Zellen, die ungefähr gleichmäßig über den Eiwerschnitt ver-

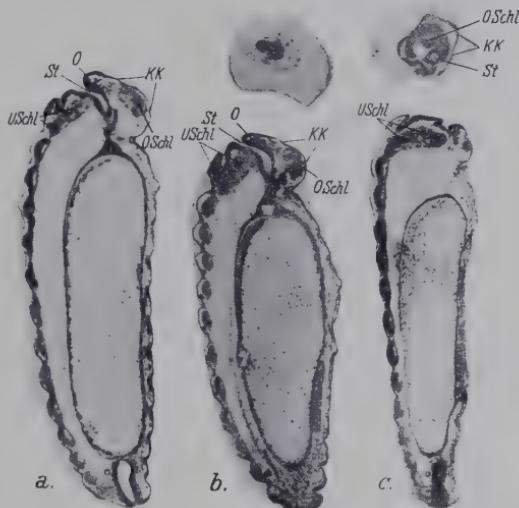


Abb. 1a-c. Längsschnitte durch drei Bienenerlarven.
a) normale Larve, b) Zwerglarve nach Schnürung im frühen Blastoderm, c) Defektbildung nach Schnürung im späten Blastoderm. Photo ca. 35x. KK Kopfkapsel, O Oberlippe, OSchl Oberschlundganglion, St Stomodaeum, USchl Unterschlundganglion.

teilt sind. Es folgen Zellvermehrung und eine gewisse Verschiebung der Zellen nach der ventralen Eiseite, so daß stärkere Unterschiede in der Zelldichte zwischen ventraler und dorsaler Seite entstehen. (Auf der ventralen Eiseite legt sich später die Keimanlage an.) Gleichzeitig bildet sich im Eiinneren unter dem Einfluß der Dotterkerne neues Plasma und legt sich allmählich in einer zusammenhängenden Schicht an die Zellen heran, das sogenannte innere Keimhautblastem. Nach einiger Zeit wird es in die Zellen aufgenommen. Die Zellen selbst werden danach langgestreckt-prismatisch und bilden dicht aneinanderliegend miteinander ein festes Gefüge. Das ist das zweite Experimentier-stadium, in dem Mosaikbildung erfolgt.

Hauptunterschiede der beiden Schnürungsstadien sind also: Im frühen Blastoderm lockere Anordnung der Zellen. Im

späten Aufnahme des inneren Keimhautblastems und starre Anordnung der Zellen.

Der Einfluß der Schnürung auf die Differenzierungsvorgänge des Blastula- und Gastrulastadiums läßt sich vor allem an der Erscheinung des Differenzierungszentrums mit seiner bestimmten Lage im Embryo (SCHNETTER 1934 b²) untersuchen.

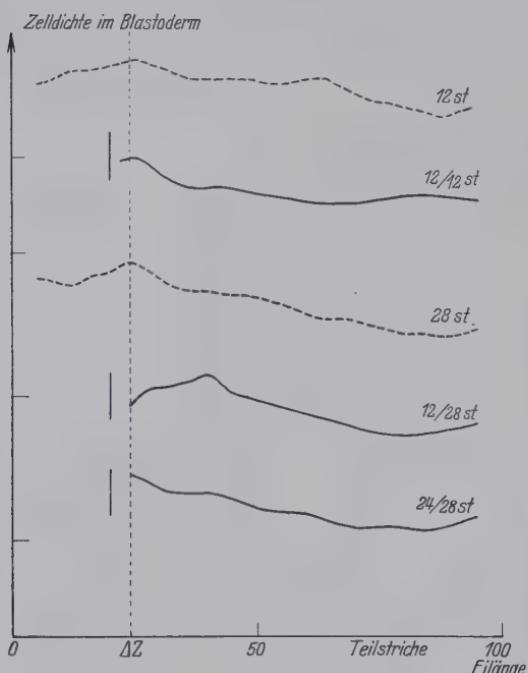


Abb. 2. Graphische Darstellung der Zelldichte im Blastoderm. Gemessen als Kernzahl pro Querschnitt dividiert durch den jeweiligen Durchmesser. Abszisse: Eilänge in Teilstrichen, Ordinate: Kernzahl. Kurve 1: Frühes Blastodermstadium; Kurve 2: dasselbe Stadium, beim 20. Teilstrich geschnürt und sofort fixiert; Kurve 3: spätes Blastodermstadium; Kurve 4: dasselbe Stadium beim 20. Teilstrich im frühen Blastoderm geschnürt; Kurve 5: dasselbe Stadium beim 20. von 100. Teilstrich im späten Blastoderm geschnürt.

der Ort der größten Zelldichte nicht mehr an der alten Stelle liegt, sondern weiter hinten (Kurve 4). Und zwar hat das neue Differenzierungszentrum im verkleinerten Ei proportional die gleiche Lage wie im normalen. Dort beim 24. von 100, hier beim 20. von 80 Teilstrichen, also bei $1/4$. Bei Eiern, die im späten Blastodermstadium geschnürt und einige Zeit danach fixiert worden sind,

Die Zelldichte der verschiedenen Eigebiete zeigt im frühen Blastodermstadium in Richtung der Eilängsachse Verhältnisse, wie sie die Kurve 1 (Abb. 2) darstellt. An den Polen gering steigt sie zu einem schwach ausgeprägten Maximum um den 24. Tlstr., dem Differenzierungszentrum. Im späten Blastodermstadium werden die Unterschiede schärfer und das Differenzierungszentrum tritt noch deutlicher hervor (Kurve 3). Nach Schnürung im frühen und Fixierung im späten Blastodermstadium zeigt sich, daß

² Z. Morph. u. Ökol. Tiere 29 (1934).

bleibt die Zelldichte unverändert. Die Kurve 5 verläuft als Teil einer Normalen. Um dem Einwand zu begegnen, daß allein der Druck der Schnürung die Zellen beim Experiment verschiebt und so eine neue Lage des Differenzierungszentrums entsteht, wurde die Zelldichte gemessen an einem Ei, das unmittelbar nach der Schnürung fixiert wurde. Die Kurve 2 zeigt, daß eine solche Möglichkeit nicht besteht.

Das bedeutet also: Unter dem Einfluß des Experimentes im frühen Blastodermstadium hat der Keim an einem neuen Ort das Maximum der Zelldichte hergestellt. Wahrscheinlich kann das während der Verschiebung der Zellen auf die ventrale Eiseite geschehen.

Auch das innere Keimhautblastem ist in den einzelnen Egebieten nicht gleichmäßig ausgebildet. Den normalen Verteilungsmodus in Richtung der Eilängsachse zeigt die Kurve 1 in Abb. 3 mit dem deutlichen Maximum im Differenzierungszentrum. Nach Schnürung im frühen und Fixierung im späten Blastodermstadium ergibt sich folgender Befund (Kurve 2): Am vorderen Pol ist es schon ziemlich stark, wird nach hinten zu nur noch wenig stärker und nimmt dann allmählich ab. D. h. für das innere Keimhautblastem läßt sich nur undeutlich eine Verschiebung des Differenzierungszentrums im verkleinerten Ei feststellen.

Auf eine naheliegende Deutung dieser Erscheinung kann erst in einer späteren Arbeit eingegangen werden. Ich erwähne nur, daß wahrscheinlich die Stärke des inneren Keimhautblastems in den einzelnen Egebieten abhängig ist von der jeweils im Dotter vorhandenen Plasmamenge, und diese durch das Experiment wohl nicht geändert wird.

Zeitliche Unterschiede bestehen im Blastodermstadium in der Anlagerung und Aufnahme des inneren Keimhautblastems

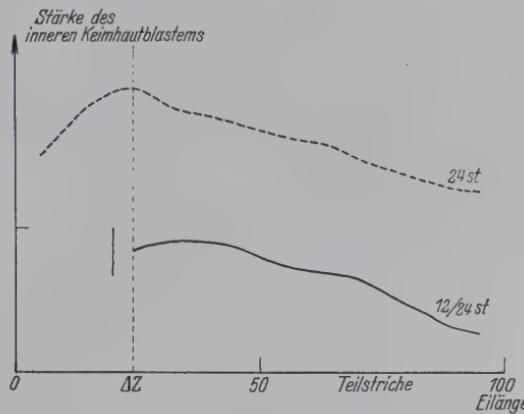


Abb. 3. Graphische Darstellung der Stärke des inneren Keimhautblastems. Gemessen auf Querschnitten. Abszisse: Eilänge in Teilstrichen, Ordinate: Stärke des inneren Keimhautblastems. Kurve 1: Spätes Blastodermstadium; Kurve 2: dasselbe nach Schnürung im frühen Blastodermstadium.

sowie in der Neubildung der Zellen. Bei ihnen geht das Differenzierungszentrum eben zeitlich voran. Nach Schnürung im späten Blastodermstadium, wo das Differenzierungszentrum für Zelldichte und inneres Keimhautblastem nicht verschoben ist, beginnen die genannten Vorgänge an der alten Stelle. Dagegen bei Schnürung im frühen Blastodermstadium, wo das Differenzierungszentrum verschoben ist, geht das neugeschaffene Zentrum auch zeitlich voran.

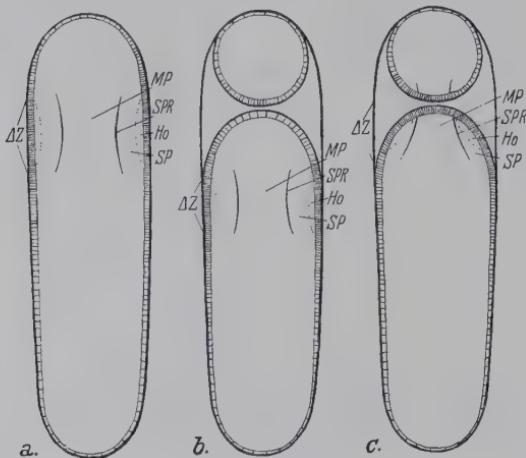


Abb. 4. Schematische Übersicht über den Einfluß der Schnürung auf die Entwicklungsvorgänge des Blastula- und Gastrulastadiums. a) normaler Keim, b) im frühen Blastodermstadium geschnürt, c) im späten Blastodermstadium geschnürt. Alle drei Keime im Stadium der beginnenden Mesodermbildung. ΔZ Differenzierungszentrum, *Ho* Hohlräume, durch Kontraktion des Dotters entstanden, *MP* Mittelplatte, *SP* Seitenplatte, *SPR* Seitenplattenränder.

Am augenscheinlichsten und sinnfälligsten zeigt sich der Einfluß des Experimentes bei der Gastrulation. In der ventralen Keimanlage bilden sich zuerst im Differenzierungszentrum Risse im Blastoderm, die sich allmählich nach vorn und hinten bis kurz vor die Pole ausdehnen (Abb. 4a, *SPR*). Sie trennen die sich einsenkenden Mittelplatten *MP* =

Mesoderm von den sich darüber schließenden Seitenplatten *SP* = Ektoderm. Da wo der Vorgang beginnt, sind die Seitenplattenränder ständig einander näher als anderswo und erreichen sich auch hier zuerst. An den Polen findet keine Mesodermbildung statt. Dort bilden sich durch Einwucherung die Anlagen des Mitteldarmes = Entoderm. Die verschieden weit genährten Seitenplattenränder (*SPR*), vor allem die disymmetrische Figur im Differenzierungszentrum sowie die davorliegende vordere Mitteldarmanlage ergeben ein ungemein typisches Bild, so daß jede Abänderung als solche erkannt werden kann.

Das im frühen Blastodermstadium geschnürte Ei (Abb. 4b) zeigt in aller Deutlichkeit bei der Gastrulation dasselbe Bild wie das normale (Abb. 4a), wie vor allem an der disymmetrischen Figur der Seitenplattenränder (*SPR*) und der davor liegenden

Mitteldarmanlage erkannt werden kann. Das Differenzierungszentrum ist also ein bedeutendes Stück nach rückwärts verschoben worden. Durch genauere statistische Messungen ließ sich feststellen, daß das neue Zentrum auch hier proportional etwa am gleichen Ort im verkleinerten Keim wie im normalen Ei liegt. Da wir aus anderen Experimenten wissen, daß die Mitte des Differenzierungszentrums dem ersten Thoraxsegment entspricht, können wir schon jetzt, auch ohne den Keim weiter aufzuziehen, Regulation feststellen.

Das im späten Blastodermstadium geschnürte Ei zeigt dagegen eine typische Mosaikgastrulation. Es fehlt die disymmetrische Anordnung der Seitenplattenränder, die hier von vornherein nach hinten divergieren (Abb. 4c, *SPR*). Ebenso fehlt eine vordere Mitteldarmanlage. Das Differenzierungszentrum ist also in diesem Falle an seinem alten Ort verblieben.

Mit der Gastrulation zeitlich, vielleicht auch ursächlich verknüpft ist eine Dotterreaktion, die der von SEIDEL (1934³) im Libellenei gefundenen entspricht. Dort schafft sie Raum für die Bildung der Keimanlage, hier für das sich einsenkende Mesoderm. Sie läuft dabei stets der Einsenkung voraus und äußert sich in einer Kontraktion des Dotters (Abb. 4a, *Ho*). Es gelang neuerdings, sie auch am lebenden Ei zu beobachten. Bei Schnürung im frühen Blastodermstadium beginnt diese Kontraktion an einer neuen Stelle (Abb. 4b, *Ho*) am gleichen Ort, wie er für die Mesodermbildung gefunden wurde. Nach Schnürung im späten Blastodermstadium dagegen beginnt diese Dotterkontraktion an der alten Stelle (Abb. 4c, *Ho*). Somit gilt für die Dotterreaktion das gleiche wie für die Mesodermbildung.

Bei der weiteren Entwicklung geschnürter Eier, die einerseits zu Zwerghlarven, andererseits zu Defektbildungen führt, ist noch folgendes bemerkenswert: Die Form des Keimstreifes, seine Lage auf dem Dotter noch vor Ausbildung der Organe entspricht bei dem Zwergh ganz der des normalen, während die Defektbildung sich auch hier schon durch abnorme Gestaltung ausweist.

Zusammenfassend läßt sich damit sagen (vergl. Abb. 4): Das Differenzierungszentrum im normalen Bienenei, das durch seine quantitative Überlegenheit bestimmter Strukturverhältnisse wie Kerndichte und Stärke des inneren Keimhautblastems sowie durch zeitliches Voraneilen bei

³ Roux' Arch. 131 (1934).

allen Differenzierungsprozessen wie Zellbildung, Gastrulation und Dotterreaktion gekennzeichnet ist, verschiebt sich unter dem Einfluß der Schnürung im frühen Blastodermstadium an einen neuen Ort. Dieser nimmt im verkleinerten Ei proportional die gleiche Lage ein wie im normalen. Das gilt eindeutig für die Kerndichte und alle Differenzierungsprozesse, für das innere Keimhautblastem nur undeutlich. Nach Schnürung im späten Blastodermstadium bleibt das Differenzierungszentrum in struktureller und zeitlicher Hinsicht am alten Ort fixiert.

Damit ist festgestellt, daß Regulation unmittelbar nach dem Experiment einsetzt. Die danach stattfindenden Bewegungsvorgänge, wie Verschiebung der Zellen zur Keimanlage und weiterhin die Gastrulation verlaufen ganzheitlich, indem sie auf ein neues, verkleinertes Eiganzes eingestellt sind. Mit ihnen und vielleicht durch sie ist auch die Verteilung des Anlageplanes durch Regulation ganzheitlich vorgenommen worden. Die beiden Experimentierstadien, die so verschiedene Ergebnisse zeitigen, unterscheiden sich im wesentlichen durch den Grad der Starrheit der Zellanordnung. Ist eine Verschiebung der Zellen noch möglich zur Ausbildung eines neuen Differenzierungszentrums, so wird, auch wenn andere Prozesse, wie die Bildung und Aufnahme des inneren Keimhautblastems nicht oder nicht ganz regulativ verlaufen, trotzdem Ganzbildungen erfolgen. Die Ergebnisse bilden somit auch einen Beitrag für die SEIDELsche Auffassung (SEIDEL 1934⁴), daß bei dem Determinationsprozeß vor allem dynamische Faktoren maßgebend beteiligt sind.

8. Herr Dr. E. ROTMANN und T. J. MACDOUGALD, mitgeteilt von E. ROTMANN :

**Die Struktur normaler und heteroplastisch
transplantierter Epidermis von *Triton taeniatus*
(und *palmatus*) und *cristatus* nach der Metamorphose¹.**

(Mit 5 Abbildungen.)

In einem heteroplastischen Austauschexperiment war Ektoderm des frühen Gastrulastadiums von *Triton taeniatus* auf *Tr. cristatus* gesetzt worden. Es sollte der Einfluß der Epidermis

⁴ Roux' Arch. 131 (1934).

¹) Ausgeführt mit Hilfe der Freiburger Wissenschaftlichen Gesellschaft.

auf die Formbildung der Extremität geprüft werden (ROTMANN 1931, 1933)².

Bekanntlich kann man nach einem solchen Austausch das Implantat noch mehrere Tage bis auf die Zelle genau vom anders gefärbten Wirtstier unterscheiden. Dann aber verwischt sich der Unterschied, Kerngröße und Pigmentierung gleichen sich an, und



Abb. 1. (III₃₇). Rechte und linke Vorderextremität eines *Triton cristatus* nach der Metamorphose. Die rechte Extremität ist nach Transplantation im Gastrulastadium von *taeniatus*-Epidermis bedeckt (im Bild oben). Die Struktur der Epidermis beider Extremitäten ist deutlich verschieden. Vergr. 8×. (Aus ROTMANN 1933.)

auch auf dem Schnitt sind die beiden Gewebe nach ihrer Herkunft nicht mehr eindeutig zu trennen. Als nun die Tiere über die Metamorphose gebracht wurden, traten erstaunlicherweise die alten Implantatgrenzen wieder auf. Das rührte daher, daß die Epidermis des artfremden Implantats eine andere Struktur angenommen hatte als die des Wirtstieres (ROTMANN 1933).

Das erste Bild (Abb. 1) zeigt die linke (unten) und die rechte (oben) Extremität eines *Triton cristatus* nach der Metamorphose. Die rechte Extremität ist von *taeniatus*-Epidermis bedeckt. Das

² Roux' Arch. 124 (1931), 129 (1933).

Implantat war im frühen Gastrulastadium eingesetzt worden. Man erkennt deutlich, daß die Epidermis der beiden Extremitäten eine verschiedene Struktur besitzt. Die *cristatus*-Epidermis ist grob gebuckelt, sie glänzt in feuchtem Zustand, da das Licht sich an den Buckeln bricht. Die *taeniatus*-Epidermis dagegen sieht glatt, wie fein punktiert aus, sie wirkt matt.

Auf Grund dieser Bilder, die schon 1933 publiziert wurden, war geplant, Epidermis und Cutis der chimaerischen Haut daraufhin zu untersuchen, ob eine gegenseitige Beeinflussung stattgefunden hat, vorher aber genau festzustellen, worauf dieser schon äußerlich erkennbare Strukturunterschied der Epidermis beruht. Dieses letztere hatte zugleich noch einen methodischen Grund: Die verschiedene Struktur der Epidermis stellt eines der wenigen brauchbaren qualitativen Unterscheidungsmerkmale der beiden *Triton*-Arten dar. Es ist deshalb als Kriterium in mannigfacher Beziehung wichtig.

Erst nach längerer Zeit habe ich diese Untersuchung im letzten Jahr und teilweise unter Mitarbeit eines irischen Kollegen, Herrn T. J. MACDOUGALD, wieder aufgenommen.

Die Haut der geschwänzten Amphibien ist auch im ausgewachsenen Zustand periodischen Wandlungen unterworfen. Zur Laichzeit, mit dem Aufenthalt im Wasser, verändert sie sich stark, um dann bei der Rückkehr zum Landleben wieder zu dem Ursprungstyp zurückzukehren.

Wählt man nun Tiere der beiden Arten von gleichem Alter und gleichem Zustand aus, so bekommt man für die an das Landleben angepaßte Epidermis folgende Bilder:

Die Abb. 2 zeigt oben einen Teil eines Querschnitts durch den Oberarm eines *Tr. cristatus*, der vier Wochen nach der Metamorphose fixiert wurde. Der Schnitt darunter stammt von einem Hautstück eines mehrjährigen Tieres. Die Oberfläche ist glatt und ohne nennenswerte Erhebungen. Die Anordnung der Kerne ist in zweifacher Beziehung typisch. Einmal kann man eine basale Zone größerer Kerndichte, das Stratum malpighi, von der darüberliegenden kernärmeren unterscheiden. Zweitens besteht die basale Kernreihe wenigstens streckenweise aus Kernen, die senkrecht zur Basalmembran angeordnet sind. Darunter liegen die mächtigen Hautdrüsen.

Das nächste Bild (Abb. 3) zeigt oben einen Teil eines Querschnitts durch den Oberarm eines *Tr. taeniatus*, der ebenfalls vier Wochen nach der Metamorphose fixiert wurde. Darunter ist ein



Abb. 12. (crist. 13, crist. Haut II). Teil eines Querschnittes durch den Oberarm eines *Triton cristatus*, der 4 Wochen nach der Metamorphose fixiert wurde. Darunter Schnitt durch ein Hautstück eines mehrjährigen *cristatus*. Vergr. 200×.

Teil eines Schnittes durch den Oberarm des nahe verwandten *Tr. palmatus* wiedergegeben. Er stammt von einem mehrjährigen Tier, das mir Herr Prof. BALTZER freundlicherweise in diesem Frühjahr aus Bern schickte. Das Tier hatte im Institutsgarten überwintert. *Tr. palmatus* und *taeniatus* verhalten sich in bezug auf die Epidermis genau gleich, und es sei fortan nur schlechtweg von *taeniatus* gesprochen.

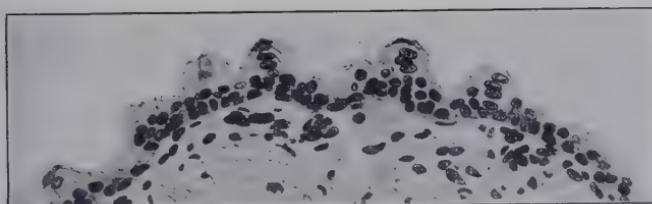


Abb. 3. (taen. 27, palm. 1a). Teil eines Querschnitts durch den Oberarm eines *Triton taeniatus*, der 4 Wochen nach der Metamorphose fixiert wurde. Darunter Teil eines Querschnitts durch den Oberarm eines mehrjährigen *Triton palmatus*. Vergr. 200×.

Der Unterschied ist beträchtlich. Der Kontur ist ungeheuer unruhig; und zwar kann man zwei Elemente unterscheiden: Einmal sieht man kleine warzenartige Erhebungen, die eine Säule von 3–4 Kernen bergen. Diese zahlreichen kleinen Epidermishöcker bewirken in ihrer Gesamtheit den matten, samtartigen Glanz der *taeniatus*-Epidermis, der bei der Betrachtung der Oberflächenbilder hervorgehoben wurde. Als zweites fallen kleine Zacken auf. Man könnte zunächst vermuten, es sei eine oberflächliche Schicht abgerissen worden und könnte dieses in Zusammenhang mit der Häutung bringen. Das ist aber nicht der Fall. Beide Erscheinungsformen der Epidermis — glatter Kontur dort, unruhiger hier — werden durch den jeweiligen Häutungszustand nur unwesentlich beeinflußt. Es wird eine oberflächliche Schicht abgehoben. Dadurch entsteht eine Häutungslinie, die jeweils der Oberfläche parallel läuft, also bei *cristatus* sehr gerade ist, bei *taeniatus* aber den gleichen unruhigen Verlauf zeigt wie die Oberfläche.

Beides, Epidermishöcker und Zacken, sind bei *Tr. taeniatus* schon LEYDIG (1876)³ aufgefallen. Er bildet in etwas schematischer Weise ein Epidermisstück plastisch ab (Tafel XX, Fig. 14) und beschreibt »pyramide Höcker« und eine »Leisten- und Zackenbildung auf der freien Oberfläche der Epidermis«. Die Epidermishöcker werden u. a. auch von DENNERT (1924)⁴ beschrieben.

Was die Kernanordnung betrifft, so sind die Kerne in gleicher Dichte über den ganzen Bereich der Epidermis verteilt, man kann keine kernreiche von einer kernärmeren Zone unterscheiden. Die Kerne sind unregelmäßig angeordnet.

Es ergeben sich also für die Struktur der Epidermis der beiden Typen folgende Unterschiede: Bei *cristatus* ist der Kontur glatt, bei *taeniatus* ist er infolge der Epidermishöcker und Zacken unruhig. — Daß dieses dem bei der Betrachtung der Oberfläche (Abb. 1) Gesagten zu widersprechen scheint, nach der umgekehrt *cristatus* rauh und *taeniatus* glatt erschien, hat seinen Grund in der anderen Größenordnung. Die mikroskopische Vergrößerung läßt Unebenheiten der *taeniatus*-Epidermis erkennen, die bei schwacher Vergrößerung nicht im einzelnen zu sehen waren, während bei *cristatus* seltene Einkerbungen die Grenzen der groben Buckel markieren. — Bei *cristatus* sind die Kerne in zwei

³ Morphol. Jb. 2 (1876).

⁴ Z. Anat. Entwicklg. 72 (1924).

Zonen angeordnet und die basalen häufig ausgerichtet, bei *taeniatus* sind die Kerne in gleicher Dichte über den ganzen Bereich der Epidermis verteilt und meist unregelmäßig orientiert. Und schließlich ist die Epidermis des großen *Triton cristatus* dicker, hat mehr Schichten als die von *taeniatus*.

Wie erwähnt, ist die Epidermis von *palmatus* der von *taeniatus* durchaus ähnlich. Auch die Epidermis von *alpestris* ähnelt ihr darin, daß auch sie die kleinen Epidermishöcker zeigt. Alle drei stehen somit in diesem Punkte der *cristatus*-Epidermis gegenüber.

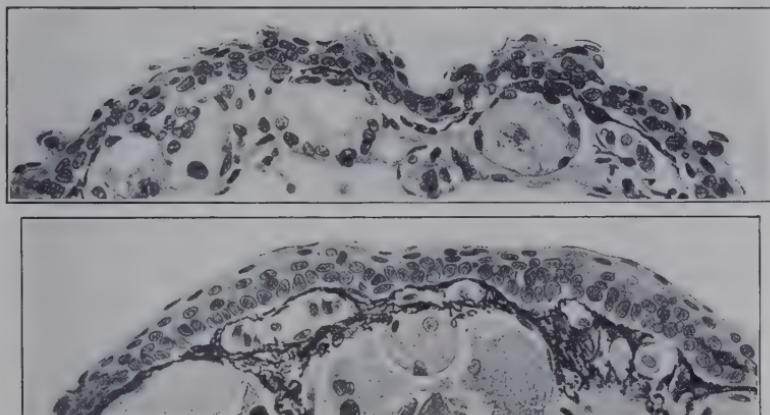


Abb. 4. (III₃₇). Teile von Querschnitten durch den rechten (oben) und den linken (unten) Unterarm des Tieres der Abb. 1. Der rechte Arm ist von *taeniatus*-Epidermis bedeckt, die ihre typische Struktur zeigt. Die von ihr gebildeten Hautdrüsen sind viel kleiner als die von der *cristatus*-Wirts-Epidermis gebildeten der anderen Extremität. Vergr. 200 x.

Mit Hilfe dieser Merkmale lassen sich die beiden Typen der Epidermis leicht unterscheiden, wenn es sich um eine an das Landleben angepaßte Epidermis handelt. Bei der Anpassung an das Wasserleben dagegen verschwinden besonders die markanten Epidermishöcker. Dann ist eine Unterscheidung wesentlich schwerer und häufig nicht mit voller Sicherheit zu treffen.

Betrachtet man nun die Epidermis nach Transplantation auf ein artfremdes Tier, so kann man trotzdem dieselben Charaktere wiederfinden. Wie zu erwarten, haben sich die Zellen auch in der fremden Umgebung herkunftsgemäß differenziert, unbeeinflußt von der andersartigen Unterlagerung.

Die Abb. 4 gibt einen Querschnitt je durch den rechten und linken Unterarm des *Tr. cristatus* der Abb. 1, dessen rechter Arm (auf der Abb. oben) mit *taeniatus*-Epidermis bedeckt war. Man findet die gleichen Merkmale wieder. Hier ruhiger, dort unruhiger

Kontur, hier die Kerne in zwei Zonen und in der Basalschicht recht regelmäig, dort in gleichmäigiger Dichte und regellos über den ganzen Bereich der Epidermis verteilt.

Die Abb. 5 zeigt das gleiche bei einem anderen Fall. Hier bedeckt die im frühen Gastrulastadium implantierte Epidermis die rechte Hinterextremität. Sie hat auch in der fremden Umgebung ihre artspezifischen Strukturmerkmale ausgebildet (auf der Abb. oben).

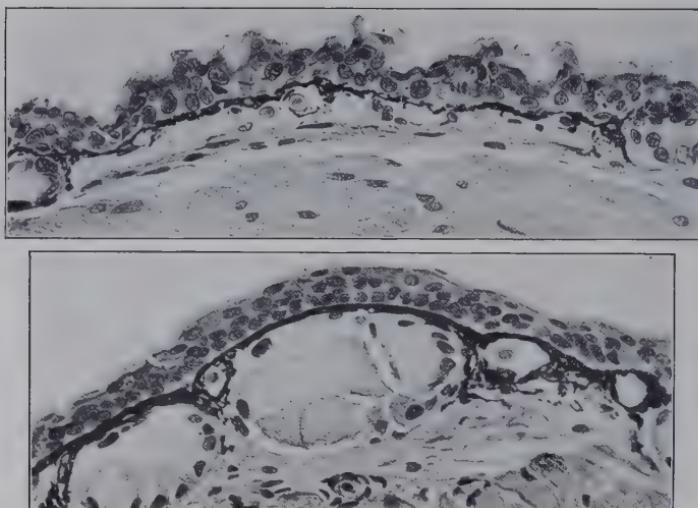


Abb. 5. (III₄₀). Teile von Querschnitten durch den rechten (oben) und den linken (unten) Oberschenkel eines *Tr. cristatus* nach der Metamorphose. Die rechte Hinterextremität ist von *taeniatus*-Epidermis bedeckt, die ihre typische Struktur zeigt. Vergr. 200×.

Als weiteres interessierte hierbei nun aber in Zusammenhang mit früheren Untersuchungen (ROTMANN 1934, 1935 a, b)⁵ ein anderer Punkt. Die Hautdrüsen entstehen bei den chimaerischen Extremitäten als Einstülpungen der Epidermis in das artfremde, unterlagernde Corium. Sie sind bei den beiden Arten an Größe sehr verschieden, und wenn man zunächst einmal nur die Extremitäten in Betracht zieht, auch an Zahl und Anordnung. Wie werden die Drüsen der auf *cristatus* transplantierten *taeniatus*-Epidermis aussehen, wie wird ihre Zahl und Anordnung sein? Werden sie die Größe normaler *taeniatus*-Drüsen haben, oder werden sie darin vom Wirtscorium beeinflußt?

⁵ Roux' Arch. 131 (1934), 133 (1935 a, b).

Der Ausgang eines anderen Experimentes, über das schon kurz berichtet wurde, läßt hier die Antwort vermuten (ROTMANN 1935)⁶. Dort war ein Stück praeumptiver Epidermis dem Keim einer anderen Art an die Stelle der praeumptiven Linsenepidermis gesetzt worden. Der Augenbecher traf auf der operierten Seite auf dieses artfremde Epidermisstück und veranlaßte es, eine Linse zu bilden. Die Linse zeigte danndie Charaktere „ihrer“ Art, der Art also, von der die Zellen stammten, aus denen die Linse aufgebaut war. Die Faktoren — und das sollte bewiesen werden —, die über die Formbildung entscheiden, liegen in den reagierenden Zellen selbst.

Deswegen wurde auch hier erwartet, daß die Drüsen, wie im genannten Experiment die Linse, die Formcharaktere der Art zeigten, aus deren Zellen sie bestehen. Es müßten also aus einer *taeniatus*-Epidermis auf *cristatus taeniatus*-Drüsen in Größe und vielleicht auch Zahl und Anordnung entstehen. In bezug auf die Größe der Drüsen entspricht das Ergebnis wohl ziemlich sicher der Erwartung. Die Abb. 4 und 5 lassen erkennen, daß die aus der *taeniatus*-Epidermis entstandenen Drüsen wesentlich kleiner (auch an Zahl geringer) sind als die des *cristatus*-Wirtstieres. Diese Frage wird aber, wie auch die, ob Zahl und Anordnung jeweils artspezifisch sind, gegenwärtig von anderer Seite weiter untersucht.

Sind hier die entwicklungsphysiologischen Fragen in Zusammenhang mit diesem heteroplastischen Experiment gestreift, so besitzt ferner die Feststellung eines deutlichen histologischen Unterschiedes der Epidermis beider Arten einen methodischen Wert.

Wie eingangs erwähnt, erlaubten diese Strukturunterschiede erstens den Nachweis, daß ein im frühen Gastrulastadium eingepflanztes fremdes Ektodermstück auch noch nach der Metamorphose an derselben Stelle sitzt, also auf dem langen Weg der Entwicklung nicht durch Wirtsepidermis ersetzt worden war.

Zweitens kann das gleiche Kriterium dazu dienen, um eine Frage zu klären, die bei der Regeneration der Amphibienextremität häufig gestellt wurde. Es ist verschiedentlich gezeigt worden, daß die bei der Regeneration neu entstehenden Knochen, Muskeln und das Corium nicht direkt von den entsprechenden Teilen des

⁶ Verh. D. Zool. Ges. 1935.

Stumpfes gebildet werden, sondern aus dem indifferenten Regenerationsblastem entstehen (BISCHLER 1923, 1926⁷, BISCHLER und GUYÉNOT 1925a, b⁸, WEISS 1925⁹, TAUBE 1921, 1925, 1930¹⁰, WEISS 1927¹¹ u. a.). Man kann den Humerus aus dem Oberarm herauspräparieren und doch wird am Schnittende ein Unterarm mit seinem vollen Skelett neu gebildet. Die gleichen und andere Autoren geben an, daß im Gegensatz hierzu die Epidermis vom Schnittrand der alten Epidermis, also nicht aus dem indifferenten Regenerationsblastem gebildet wird. Doch scheinen mir die Beweise nicht bindend.

Folgende Versuchsanordnung müßte diese Frage klar entscheiden können und ist augenblicklich im Gang.

Eine mit artfremder Epidermis bedeckte Extremität soll im Ellenbogengelenk abgeschnitten werden. Die Epidermis des regenerierten Unterarms wird dann entweder die Struktur der Implantat-Epidermis oder die der Wirtsepidermis zeigen. Im letzteren Fall würde sie scharf mit dem noch vom Implantat bedeckten Oberarm kontrastieren. Das wird davon abhängen, ob die Epidermis vom Schnittrand der alten Epidermis oder aber aus dem vom Wirtstier gelieferten Regenerationsblastem gebildet wird. Zwei allerdings nicht eindeutige Fälle scheinen entgegen der herrschenden Ansicht für die zweite Möglichkeit, für die Entstehung der neuen Epidermis aus dem Regenerationsblastem zu sprechen. Hier waren die chimaerischen Extremitäten an ihrer Ansatzstelle abgeschnitten worden. Die regenerierten Beine zeigten bei der äußeren Betrachtung wie auch auf dem Schnitt eindeutig die Epidermisstruktur des Wirtstieres. Da aber hier die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden konnte, daß das restliche vom Implantat stammende Epidermisstück beim Regenerationsvorgang verloren ging (abgestoßen wurde), muß dieses Ergebnis erst noch gesichert werden.

Schließlich waren die Strukturunterschiede der Epidermis der beiden Arten in den Experimenten der Merogonie methodisch verwertbar (HADORN 1936)¹².

⁷ CR. Soc. Phys. Genève **40** (1923); Rev. Suisse Zool. Genève **33** (1926).

⁸ CR. Soc. Biol. Paris **92** (1925 a, b).

⁹ Arch. Entwmech. **104** (1925).

¹⁰ Arch. Entwmech. **49** (1921); **105** (1925); **121** (1930).

¹¹ Arch. Entwmech. **109** (1927).

¹² Verh. D. Zool. Ges. **1936**. S. 97—103.

9. Herr Dr. ERNST HADORN (Bern).

Übertragung von Artmerkmalen durch das entkernte
Eiplasma beim merogonischen *Triton*-Bastard,
palmatus-Plasma \times *cristatus*-Kern.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern, ausgeführt mit Unter-
stützung der Stiftung Dr. J. DE GIACOMI der Schweiz. Naturforsch. Gesellschaft.)

(Mit 4 Abbildungen.)

1. Einleitung.

Im Jahre 1889 hat TH. BOVERI das Bastardmerogonie-Experiment begründet. Kernlose Bruchstücke eines Seeigeleies wurden mit Spermachromatin einer anderen Seeigelart zur Entwicklung gebracht. Damit war eine Versuchslage verwirklicht, von der die Lösung eines Grundproblems der Vererbungslehre erwartet wurde: Die Bastardmerogone sollten zeigen, ob die Erbfaktoren, die die Artmerkmale bestimmen, im Kern oder im Eiplasma lokalisiert sind. Die BOVERISchen Experimente brachten keine Entscheidung, weil die Bastardmerogone ihre Entwicklung in einem Frühstadium einstellten, in dem die Merkmale, welche die plasmaliefernde und die kernliefernde Art unterscheiden, noch nicht ausgebildet sind (BOVERI 1918)¹.

Nachdem SPEMANN (1914) das Merogonie-Experiment auf den Molchkeim übertragen hatte, wurden von BALTZER (1920, 1933, 1936) und seinen Schülern die verschiedenen *Triton*-Arten in bastardmerogonischen Kombinationen vereinigt. Es zeigte sich aber auch hier, daß die Entwicklung — gleich wie bei den Seeigelmerogonen — zwar normal einsetzt, dann aber ebenso regelmäßig auf bestimmten Embryonalstadien stehen bleibt. Die Leistungen der *Triton*-Merogone genügten nicht zur Lösung der Frage nach der Lokalisation der Erbfaktoren, da die artdifferenten Entwicklungsphasen bei weitem nicht erreicht wurden. So schien es zunächst ganz ausgeschlossen, mit einem bastardmerogonischen Entwicklungssystem genügend weit vorzudringen. An Stelle der ursprünglichen vererbungstheoretischen Probleme traten nun entwicklungsphysiologische Fragen: Warum verläuft die Entwicklung einer heterogenen Kern-Plasmakombination zunächst normal,

¹ Wie HÖRSTADIUS in einer kurzen Mitteilung berichtet (Naturwiss. 1932, S. 363), konnte er bei bastardmerogonischen Seeigel-Plutei Speciesmerkmale feststellen. Er kommt zum Ergebnis, »daß die Vererbung zum Teil durch das Cytoplasma vermittelt werden kann«.

warum bleibt sie später regelmäßig stehen? Aus der histologischen Untersuchung von merogonischen *Triton*-Bastarden, die in der Stillstandsphase konserviert wurden, ging hervor, daß offenbar nicht alle Keimbezirke gleichmäßig die Entwicklungseinstellung verursachen, sondern daß die verschiedenen Organmaterialien eines Bastardmerogons über verschiedenweitreichende Entwicklungsfähigkeiten verfügen (BALTZER 1930). Der Entwicklungsstillstand würde dabei jeweils durch die Keimbezirke mit den minimalsten Entwicklungsmöglichkeiten bestimmt, während gleichzeitig andere Organmaterialien nur sekundär durch die degenerierende Nachbarschaft an ihrer Fortentwicklung gehindert werden. Die Richtigkeit dieser Vorstellung ließ sich sowohl durch Transplantationsexperimente (BALTZER 1930, HADORN 1930, 1932), wie auch durch Explantationen (HADORN 1934) beweisen. So gelingen u. a. der bastardmerogonischen Epidermis, wenn sie rechtzeitig aus dem Ganzmerogon herausgeschnitten und in einen normalen *Triton*-Keim eingepflanzt wird, Differenzierungsleistungen, die weit über dem stehen, was das gleiche Material als Teil eines Ganzmerogons erreicht hätte. Aber auch als Explantat in vitro leistet die Epidermis bedeutend mehr als im Verbande des Ganzmerogens. Die außerordentliche Entwicklungsfähigkeit der bastardmerogonischen Epidermis zeigte sich neuerdings namentlich in chimaerischen Verbindungen, bei denen je eine bastardmerogonische mit einer normalkernigen Keimhälfte vereinigt wurde (HADORN 1935). Auf Grund der hier aufgedeckten Leistungen fragte es sich, ob es nicht doch vielleicht möglich sei, das BOVERISCHE Grundproblem erneut anzugehen. Im folgenden kann über einen Fall berichtet werden, der einen Beitrag zur Lösung der alten Frage liefert.

2. Operation und Aufzucht.

Das Ei des kleinen Fadenmolches, *Triton palmatus* wird mit Sperma des großen Kamm-Molches, *Triton cristatus*, künstlich besamt. Darauf wird der Plasmabezirk, der den mütterlichen Kern enthält, angestochen und die ganze Partie mit einer feinen Mikropipette abgesogen (Abb. 1a: Methode CURRY 1931). Nachdem der Keim ein mittleres Gastrulastadium erreicht hat, wird ein sehr großes Stück praesumptive Epidermis herausgeschnitten (Abb. 1b) und ortsgemäß einer Gastrula von *Triton alpestris* eingepflanzt (Abb. 1c). Das übrigbleibende Gastrulamaterial wird zur Feststellung der Chromosomenzahlen konserviert. Es finden

sich ausschließlich Mitosen, bei denen die haploide Chromosomenzahl von 12 Schleifen entweder genau oder, bei unübersichtlicher Lagerung, doch mit größter Annäherung (11 bis 13 Elemente) festgestellt wird. Damit ist der cytologische Nachweis für die Entfernung des mütterlichen Artkerns erbracht. Drei Tage nach der Operation bedeckt das merogonische Material den größten Teil der linken Körperseite (Abb. 1d) und reicht dorsal wie ventral bis zur Mediane.

Es gelingt, diese »Ektodermchimaeren« bis über die Metamorphose hinaus zu züchten. Die Abb. 2 zeigt den jungen Molch kurz vor der Fixierung — nach einer Zuchtzeit von 10 Monaten. Auf der operierten Seite wurde die Extremitätenbildung unterdrückt. Dieser Befund ist für unser Problem unwesentlich. Bei anderen Ektodermchimaeren bildeten sich auch dann Extremitäten, wenn die Epidermis von bastardmerogonischer Konstitution war.

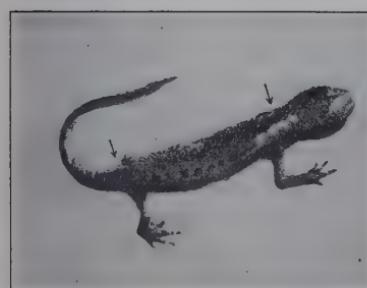


Abb. 2. Metamorphosierter *Triton alpestris* mit bastardmerogonischer Epidermis auf der linken Körperseite (die Pfeile geben die Begrenzung an). Vergr. $1\frac{1}{2}\times$.

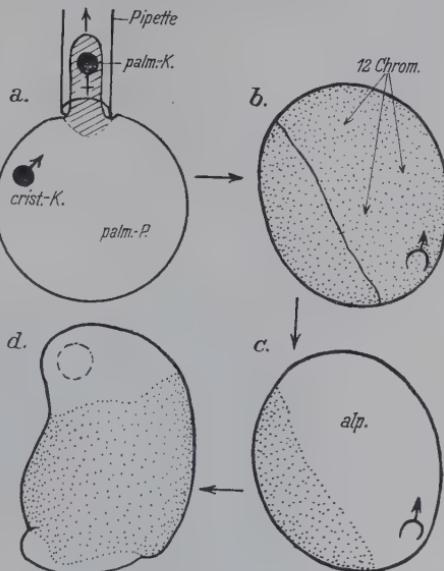


Abb. 1. a Entfernung des mütterlichen *palmatus*-Eikerns; es bleibt zurück ein väterlicher *cristatus*-Kern (*crist.-K.*) im *palmatus*-Plasma (*palm.-P.*). b Entnahme eines Ektodermstückes im Gastrula stadium. Feststellung der haploiden Chromosomenzahl (12 Chrom.). c Implantation in eine *alpestris*-Gastrula (*alp.*). d Ausdehnung des bastardmerogonischen Ektoderms (punktiert) — 3 Tage nach der Operation.

3. Bleibt die bastardmerogonische Epidermis erhalten?

Die histologische Untersuchung hat zuerst die Frage zu lösen, ob sich die bastardmerogonische Epidermis über die Metamorphose hinaus und während so langer Zeit halten konnte oder

ob sie vielleicht allmählich und unmerklich durch die umgebende *alpestris*-Epidermis ersetzt wurde. Da die Vitalfarbe, die ursprünglich die merogonische Epidermis kenntlich machte, längst verschwunden ist, muß nach morphologischen Verschiedenheiten zwischen der *alpestris*-Epidermis der rechten Körperhälfte und der Epidermis der operierten, linken Seite gesucht werden. Der Befund ist eindeutig und beweist, daß die *bastardmerogonische* Epidermis nicht ersetzt wurde: wir finden auf der operierten Seite in einem ausgedehnten Bereich ausschließlich klein-

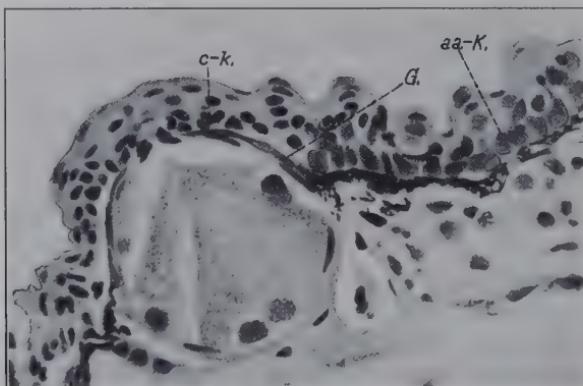


Abb. 3. Kerngrößenunterschiede zwischen der diploiden *alpestris*-Epidermis (aa-K.) und der haploiden *bastardmerogonischen* Epidermis (c-K.). Materialgrenze = G.
Verg. 250×.

kernige Epidermiszellen, die sich von den großkernigen Zellen der *alpestris*-Seite sehr deutlich unterscheiden. Die Abb. 3 gibt die Verhältnisse in der Grenzzone (G.) wieder. Auf Grund der Größenunterschiede zwischen den diploiden *alpestris*-Kernen (aa-K.) und den haploiden *cristatus*-Kernen (c-K.) läßt sich die Ausdehnung der *bastardmerogonischen* Epidermis überall auf die Zelle genau angeben. Die entwicklungsphysiologische Leistung, die unsere heterogene Kern-Plasmakombination nach der Implantation zustande bringt, ist besonders überraschend, wenn wir bedenken, daß der Ganzmerogen gleicher Konstitution bestenfalls nur das frühe Augenblasenstadium erreicht (HADORN 1934, Abb. 2, S. 246).

4. Die unterscheidenden Artmerkmale.

Mit der Metamorphose erreicht die Epidermis die artdifferente Entwicklungsphase. Die Normal-Histologie der in meinen Experi-

menten vereinigten Arten wurde neuestens von ROTMANN eingehend untersucht (vgl. S. 88)². Für die Beurteilung der von unserem Fall eingeschlagenen Erbrichtung kommen folgende artunterscheidende Epidermisstrukturen in Betracht:

Merkmale der kernliefernden Art, *Triton cristatus*. Die Epidermiskontur ist glatt. Die Kerne sind mehr oder weniger deutlich auf 2 Zonen verteilt: Über einer kernreichen basalen Schicht, in der die Kerne meist senkrecht zur Basalmembran stehen, liegt eine kernarme äußere Zone mit regelloser Kernstellung.

Merkmale der plasmaliefernden Art, *Triton palmatus*. Die Epidermiskontur erscheint äußerst unregelmäßig, indem die Cuticula in kleine, scharfe Zacken ausgezogen ist. Besonders charakteristisch sind überdies zahlreiche »Epidermishöcker«, die sich aus einer Schichtfolge stark abgeplatteter Zellen aufbauen. [Diese Höcker fehlen nach DENNERT (1924) der *cristatus*-Epidermis vollständig. ROTMANN fand dagegen auch bei *cristatus* gelegentlich kleine Erhebungen, die sich mit diesen Höckern vergleichen lassen. Sie sind aber sehr selten und erreichen bei weitem nicht das für *palmatus* charakteristische Ausmaß.] — Bei *Triton palmatus* stehen außerdem die Epidermis-Kerne überall regellos verteilt, eine ausgesprochen kernreiche Basalzone fehlt.

Die Merkmale des Wirtes *Triton alpestris* stimmen im wesentlichen mit denen von *Triton palmatus* überein.

Es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß es sich bei den angeführten Artmerkmalen um Strukturen der metamorphosierten Landformen handelt. Während des Wasserlebens sind die Unterschiede undeutlich.

5. Die Artmerkmale der bastardmerogonischen Epidermis.

Nach diesen Feststellungen sind wir so weit, daß wir die entscheidende Frage stellen können: Gleicht die bastardmerogonische Epidermis der *palmatus*-Art, von der das kernlose Plasma stammt, oder gleicht sie der *cristatus*-Art, die den plasmafreien Kern liefert? Die Abb. 4 zeigt einen Ausschnitt aus der kleinkernigen Epidermis der operierten Seite. Zur Ausbildung kam ein Gewebe von reinem *palmatus*-Typus. Die Kontur ist stark ausgezackt (Z.). Die Epidermishöcker (Ep.H.) sind außerordentlich zahlreich und charakteristisch *palmatus*-artig ausgebildet. Eine kernreiche Basalschicht ist nirgends festzustellen.

² Ich bin Herrn Dr. E. ROTMANN, Freiburg i. Br., der so freundlich war, mir seine Abbildungen zur Einsicht zuzuschicken, zu herzlichem Dank verpflichtet.

Wir kommen damit zu dem Ergebnis, daß kein Merkmal *cristatus*-artig oder auch nur *cristatus*-ähnlich ist. Der Kern hat also keinen spezifischen Einfluß auf die artunterscheidenden Merkmale ausgeübt. Es kamen nur die reinen Charaktere der plasmaliefernden Art zur Ausbildung.

Bei einer anderen Ektodermchimaere, die ebenfalls metamorphosierte, konnten genau die gleichen Verhältnisse festgestellt werden.

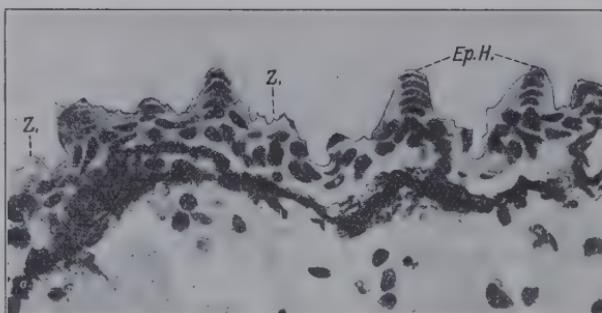


Abb. 4. Struktur der bastardmerogonischen Epidermis mit ausgezackter Cuticula (Z.) und Epidermishöckern (Ep.H.). Vergr. 350×.

6. Deutungen.

Für die Erklärung der Ergebnisse kommen vorläufig die folgenden zwei Möglichkeiten in Betracht:

1. Es handelt sich um einen Fall von »plasmatischer Vererbung«³. Das kernlose Eiplasma müßte dabei über selbständige Erbfaktoren verfügen, die hier am Ende der larvalen Entwicklung aktiviert werden und trotz der Anwesenheit eines artfremden Kernes merkmalsbestimmend wirken.

2. Eine andere Deutung muß von der Tatsache ausgehen, daß bei unserem Experiment die bastardmerogonische Epidermis in eine *alpestris*-Larve implantiert wurde. Da nun der *alpestris*-Wirt die gleichen Merkmale ausbildet wie die plasmaliefernde *palmatus*-Art, wäre es denkbar, daß ein Einfluß der *alpestris*-Unterlage die Ausbildung der Epidermisstruktur des bastardmerogonischen

³ Zur Rettung eines »Kernmonopols der Vererbung« kann gegen jedes Bastardmerogonie-Experiment der Einwand erhoben werden, daß die »plasmatische Vererbung« auf eine »Praedetermination« durch den entfernten Eikern zurückgeht (vgl. MORGAN 1924). Für den vorliegenden Fall ist immerhin zu bedenken, daß es sich nicht um frühembryonale Merkmale handelt, sondern um Strukturen, die in einem adulten Gewebe zur Ausbildung kommen, das starken Umformungen (Metamorphose) und einem regen Wechsel von Zellgenerationen (Häutungen) unterworfen war.

Gewebes beeinflußte. Diese Frage läßt sich experimentell abklären. Wir werden die bastardmerogonische Epidermis in einen *cristatus*-Keim implantieren. Wenn ein Einfluß der Unterlage wirksam ist, dann müßte jetzt unsere bastardmerogonische Epidermis die *cristatus*-Merkmale ausbilden. Die gleiche genetische Konstitution würde dann das eine Mal die *palmatus*-Richtung, das andere Mal die *cristatus*-Richtung einschlagen. Wir hätten damit ein genetisch »nicht-autonomes System« aufgedeckt. Die hier entscheidenden Experimente wurden bereits in Angriff genommen. Wenn es sich herausstellen sollte, daß die bastardmerogonische Epidermis genetisch nicht-autonom ist, dann stünde dieser Befund in Widerspruch zu den Ergebnissen der heteroplastischen Transplantationen der SPEMANNschen Schule. Bei diesen Experimenten wurde nie ein Eingriff in die genetische Autonomie der Implantate festgestellt. Die artfremden Induktoren lösen in den »Reaktionssystemen« immer nur solche Reaktionen aus, die im artbeschränkten Erbschatz des reagierenden Gewebes selbst enthalten sind.

Eine abschließende Deutung kann ich für den vorliegenden Fall noch nicht geben. Die weitere Analyse soll außer der Kontrollimplantation auf *cristatus* auch eine eingehende Untersuchung der gewöhnlichen reziproken Artbastarde zwischen *cristatus* und *palmatus* bringen. Mag es sich nun bei der Merkmalsbildung in der bastardmerogonischen Epidermis um »plasmatische Vererbung« oder aber um ein »genetisch nicht-autonomes System« handeln, so bleibt davon das Hauptergebnis unberührt: die Erbfaktoren, die hier die Artmerkmale bestimmten, wurden jedenfalls nicht durch die Kerne der Epidermiszellen übertragen.

Literatur.

BALTZER, F., Über die experimentelle Erzeugung und die Entwicklung von *Triton*-Bastarden ohne mütterliches Kernmaterial. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. Neuenburg 1920. — Ders., Über die Entwicklung des *Triton*-Merogons *Triton taeniatus* (♀) × *Triton cristatus* ♂. Rev. Suisse Zool. 37 (1930). — Ders., Über die Entwicklung von *Triton*-Bastarden ohne Eikern. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1933. — BALTZER, F. u. DE ROCHE, V., Über die Entwicklungsfähigkeit haploider *Triton alpestris*-Keime und über die Aufhebung der Entwicklungshemmung bei Geweben letaler bastardmerogonischer Kombinationen durch Transplantation in einen normalen Wirt. Rev. Suisse Zool. 43 (1936). — BOVERI, TH., Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partiell-merogonischer Seeigel-Bastarde. Arch. Entwicklungsmech. 44 (1918). — CURRY, H. A., Methode zur Entfernung des Eikerns bei normalbefruchteten und bastardbefruchteten *Triton*-Eiern durch Anstich. Rev. Suisse Zool. 38 (1931). — DENNERT, W., Über den Bau und die Rückbildung des Flossensaumes bei den Urodelen. Z. Anat. Entw. gesch. 72 (1924). — HADORN, E., Über die Organentwicklung in bastardmerogonischen Transplantaten bei *Triton*. Rev. Suisse Zool. 37 (1930). — Ders., Über Organentwicklung und histologische Differenzierung in transplantierten merogonischen Bastardgeweben (*Triton palmatus* (♀) × *Triton*

cristatus-♂). Roux' Arch. **125** (1932). — Ders., Über die Entwicklungsleistungen bastardmerogonischer Gewebe von *Triton palmatus* (♀) \times *Triton cristatus* ♂ im Ganzkeim und als Explantat in vitro. Roux' Arch. **131** (1934). — Ders., Chimärische *Triton*-Larven mit bastardmerogonischen und normalkernigen Teilstücken. Rev. Suisse Zool. **42** (1935). — MORGAN, T. H., The development of egg-fragments. Scient. Monthly **18** (1924). — ROTTMANN, E. und MACDOUGALD, T. J., Die Struktur normaler und heteroplastisch transplantiert Epidermis von *Triton taeniatus* (und *palmatus*) und *cristatus* nach der Metamorphose. Verh. Deutsch. Zool. Ges. **38** (1936). — SPEMANN, H., Über verzögerte Kernversorgung von Keimteilen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. **24** (1914).

10. Herr Dr. GEORG GOTTSCHEWSKI, Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Abt. 4 (Berlin-Dahlem):

Quantitative und qualitative Unterschiede innerhalb einer Allelenreihe bei *Drosophila melanogaster*.

(Mit 3 Abbildungen.)

Das Problem des Zusammenwirkens nicht-homologer und homologer Gene und die Frage nach der Natur der durch den spontanen oder induzierten Mutationsprozeß erfolgten Genänderung stehen im Brennpunkt der Vererbungsforschung. Einen aussichtsreichen Weg zur Erkenntnis der Natur der Gene und des Wesens des Mutationsprozesses eröffnen die Untersuchungen von TIMOFÉEFF-RESSOVSKY und seinen Mitarbeitern. Ebenfalls durch eine direktere Methode wird von A. KÜHN und seiner Schule und neuerdings auch durch Transplantationsexperimente an *Drosophila* versucht, das Wesen der Genwirkung zu erkennen. Auf gänzlich anderem Wege unternahm es vor allem GOLDSCHMIDT, aus der Analyse der Reaktionskette Gen-Merkmal Schlüsse auf das Gen selbst zu ziehen. Und ohne den experimentellen Beweis dafür liefern zu können, wurden generell nichthomologe Gene für qualitativ verschieden, allele Gene für qualitativ gleich und quantitativ verschieden angesehen. Ich will nur kurz die Hauptthesen der Theorie der quantitativen Natur multipler Allele und der Theorie des Treppenallelomorphismus erwähnen, in beiden wird von der Genwirkung her auf die Gennatur geschlossen.

Die Theorie der Treppenallelie, die von DUBININ-SEREBROWSKY und ihren Mitarbeitern aus den Untersuchungen an der scute¹-Allelenreihe abgeleitet wurde, lehrt, daß 2 allele Gene nicht zwei elementare Einheiten sind, sondern daß sie sich jeweils aus einzelnen durch Faktorenaustausch nicht trennbaren Summanden, sog. Zentren, zusammensetzen. Haben 2 allele Gene, von denen

¹ Scute Chromosom I, 0,0 Borsten fehlen auf Thorax, Scutellum und Kopf.

das eine (α_1/α_1) die Felder *defg*, das andere (α_2/α_2) die Areale *fghi* des Borstenmusters bei *Drosophila* realisiert, ein Wirkungsfeld gemeinsam, in unserem Beispiel *fg*, so manifestiert sich in der Heterozygoten dieser beiden mutierten Allele, dem sog. Compound α_1/α_2 , das gemeinsame Feld *fg* (vgl. Abb. 1). Die Erklärung lautet: 2 scute-Einheiten haben in unserem Beispiel die mutierten Einzelzentren $\alpha^f \alpha^g$ gemeinsam, weil deren Wirkung im compound sichtbar wird, und sie sind in den Einzelzentren $\alpha^d \alpha^e \alpha^h \alpha^i$ verschieden, weil deren Wirkungen nicht sichtbar werden; die polyphaene Wirkung eines Gens wird demnach auf absolut gekoppelte verschiedene Einzelgene zurückgeführt (vgl. Abb. 1).

Abb. 1.

Genotypus:	Phaenotypus: Einzelfelder des Gesamtmusters	Erschlossene Einzelzentren
Homozygote = $\frac{\alpha_2}{\alpha_2}$	— → <i>d e fg</i> — — — →	$\alpha^d \alpha^e \alpha^f \alpha^g$ — — —
Homozygote = $\frac{\alpha_1}{\alpha_1}$	— — → — — <i>fg h i</i> — — →	$\alpha^d \alpha^e \alpha^f \alpha^g$ — — —
compound = $\frac{\alpha_1}{\alpha_2}$	— — → — — <i>fg</i> — — — →	$\alpha^d \alpha^e \alpha^h \alpha^i$ — — —

Das heißt also Projektion des phaenotypischen Erscheinungsmosaiks in die Chromosomenstruktur. Ein wesentlicher Punkt mußte bei dieser Theorie der sein, daß eine Mutation nur benachbarte Zentren erfassen darf. Und logischerweise leiten daraus die Verff. ab, daß kontinuierliche Übergänge zwischen den Genen bestehen. Bald mußten aber auf Grund neuer Befunde folgende Hilfshypothesen gemacht werden: 1. Daß es in ihrer Wirkungspotenz verschiedene Genzentrenänderungen gibt; 2. da die lineare Anordnung der Gene auch für die scute-Allele gelten mußte und einige Allele in eine solche nicht hineinpaßten, daß letale Zentren zwischengeschaltet sind und einzelnen Genzentren doch eine polyphaene Wirkung zukommen muß. M. E. ist schon mit diesen Annahmen, ganz abgesehen von der auch gedanklich unberechtigten Projektion des Erscheinungsmosaiks in das Genmuster, die Gesamteinteilung logisch sinnlos. Dazu kommt, daß durch Bestrahlung achaete², yellow² und Hairy-wing² — in dieser Theorie gehörten diese 3 Gene zum Gen-Kontinuum des distalen Endes des X-Chromosoms — durch einen Chromosomenbruch von dem scute-locus räumlich getrennt werden konnten.

² Achaete Chromosom I, 0,0 Borsten fehlen; yellow Chromosom I, 0,0 Körperfarbe und Borstenfarbe; Hairy-wing Chromosom I, 0,0 Extra-Borsten und Haare.

Zudem wirkt achaete auch mit Genen, die in anderen Chromosomen liegen, in ähnlicher Weise zusammen wie mit scute. Es liegen hier also rein entwicklungsphysiologische Zusammenhänge zweier getrennter Gene vor, wie sie z. B. auch für die Gene *shaker*³ und *waltzer*³ bei der Hausmaus anzunehmen sind, die in der Diheterozygoten einen compound-Effekt vortäuschen, trotzdem beide verschiedene loci haben. Nach unseren heutigen Kenntnissen müssen wir annehmen, daß achaete und scute 2 verschiedene Gene sind, und wir können uns nicht mehr vorstellen, daß die einzelnen Allele von scute selbst linear angeordnete räumlich voneinander getrennte Zentren sind.

Indem wir die Schlüsse, die zur Annahme mehrerer absolut gekoppelter Zentren führten, auf Grund der Experimentaltatsachen an dem Paradebeispiel scute ablehnen, nehmen wir an, daß der entscheidende Beweis für die Allelie zweier Gene die Lagegleichheit zweier homologer Geneinheiten ist. Gleichzeitig zeigt das scute-Beispiel, daß die Endwirkung zweier Allele keineswegs einen Schluß auf ihre Natur oder ihr Zusammenwirken zuläßt, da u. a. der compound zweier scute-Allele einen normalen Phänotypus erzeugen kann. Deshalb verwerten wir den compound-Effekt zweier Allele nur als Hilfstest für den Beweis der Allelie zweier Gene. Wir werden den Ergebnissen des scute-Falles durchaus gerecht, wenn wir die Erscheinungen der scute-Allelenserie auf polyphaene Allele zurückführen, die in ihren verschiedenen Folgereaktionen verwandt bzw. nicht verwandt sein können. D. h. bei scute scheinen innerhalb eines Musters die Reaktionen der verschiedenen Allele, die sich in verschiedenen Arealen manifestieren, wegen ihrer Nichtverwandtschaft in der Endwirkung qualitativ verschieden zu sein.

Wurde von DUBININ auf Grund der Theorie des Treppenallelomorphismus aus dem relativen Nichtverwandtsein einzelner Felder innerhalb eines Musters auf das Vorhandensein qualitativ verschiedener Zentren geschlossen, so bezog GOLDSCHMIDT das in anderen Fällen abgestufte Entwicklungsergebnis, verursacht durch allelomorphe Gene, unmittelbar auf eine quantitative Abstufung der Gene. Der bestechende Vorteil, den die Theorie der quantitativen Natur hat, ist die einfache Beziehung, die durch diese Hypothese zwischen dem Zustand eines Gens und der durch ihn verursachten phänotypischen Endwirkung hergestellt werden kann.

³ Shaker und waltzer »Schüttler« Drehbewegungen, Verlust der Hörfähigkeit (Tanzmaus).

Nach dieser Theorie ist anzunehmen, daß die verschiedenen Genquantitäten innerhalb einer multiplen Allelenreihe eine zeitlich verschiedene Lage eines bestimmten Vorganges in der embryonalen Differenzierung verursachen. Dabei wird das endgültige Erscheinungsbild des Merkmals selbstverständlich nicht nur von den bei verschiedenen Allelen in ihrer Geschwindigkeit verschiedenen Reaktionsabläufen bestimmt, sondern auch von allen anderen unabhängig von jenen determinierten Systembedingungen. Aus der Annahme der quantitativen Natur der multiplen

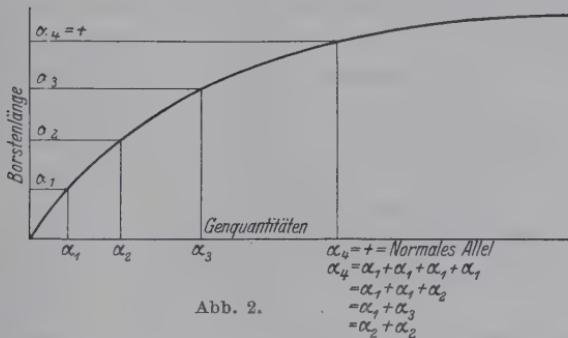


Abb. 2.

Allelie muß sich aber immer für den phänotypischen Effekt und seine Beziehungen zu den Genquantitäten ein geordnetes System herstellen lassen.

Vor allem die Untersuchungen am bobbed⁴ und shaven-Gen⁴ ergaben, daß für derartige Fälle die Erklärung der Befunde durch die Annahme qualitativ gleicher, aber quantitativ verschiedener Allele die einfachste ist. Jedes multiple Allel unterscheidet sich von dem qualitativ gleichartigen normalen Allel nur dadurch, daß es quantitativ geringer ist. Wenn nun jedes Allel eine bestimmte Borstenlänge bedingt, so muß sich bei einer genügenden Anhäufung geeigneter Allele der Normaltypus wiederherstellen lassen (vgl. Abb. 2). Das Experiment bestätigt diese Voraussage.

Schien somit für ähnlich liegende Fälle die Annahme GOLDSCHMIDTS berechtigt, so stellten sich dieser Theorie aber große Schwierigkeiten entgegen bei der Analyse vieler polyphaener Allele und solcher Allelenserien, in denen jedes Glied der Reihe über das folgende dominant war. Da alle die Fälle, in denen der compound zweier Allele immer einen Effekt in sämtlichen Phänen der beiden Allele zeigt, durch komplizierte Hilfsannahmen schein-

⁴ bobbed-Chromosom I, 66,0 kleine Borsten, Skleriten unregelmäßig; shaven-Chromosom IV, Abdominalborsten geringer.

bar immer in ihrer Endwirkung seriierbar waren und deshalb auch im Sinne der quantitativen Natur der multiplen Allelie erklärt werden konnten — ich erinnere nur an die Diskussion GOLDSCHMIDT-DOBZHANSKY über den Stubble-stubbleoid-Fall —, galt es nach Allelenreihen zu suchen, in denen der compound α_x/α_y , bei an sich phaenotypisch gleicher oder ähnlicher Endwirkung der beiden Allele α_x/α_x und α_y/α_y entweder nur in einem oder mehreren Phaenen oder sogar in seinem ganzen Endeffekt wirkungslos war. Denn wenn die gleiche Endwirkung auf gleiche Wirkungsquantitäten zurückgeführt wird, so würde folgender Fall α_x/α_x = Phaenotypus *A*, α_y/α_y = demselben *A*, α_x/α_y = normal bedeuten, daß gleichen Wirkungsquantitäten qualitativ verschiedene Reaktionen zuzuordnen wären. Kurz, es bestände ein Nichtverwandtsein dieser Wirkungsquantitäten α_x und α_y , bei der Auslösung der Reaktionen und während des Differenzierungsverlaufes, trotzdem beide gleiche Endwirkungen ergeben.

Von den von mir analysierten Fällen will ich zwei neuere vortragen. In beiden ist die phaenotypische Endwirkung von den Homozygoten α_x/α_x bzw. α_y/α_y ähnlich bis gleich. Der erste Fall betrifft die lozenge-Serie. Die Farbbestimmung erfolgte nach dem OSTWALDSCHEN Farbatlas. Die 14 von mir untersuchten Allele lassen sich in drei Gruppen einteilen. 1. Blutrote Allele (erstes bis mittleres Rot), 2. braune Allele (erstes bis letztes Kreß) 3. almondex-Gruppe (bräunlich), vgl. Abb. 3.

Die Facetten sind bei den blutroten Allelen stark reduziert und ebenso wie die Facettenhärtchen unregelmäßig verteilt. Die Facettengrenzen sind unscharf. Als Gesamteindruck entsteht ein schmieriges, geperltes, glänzendes blutrotes Auge. Zudem nimmt die Weibchensterilität von dem schwächsten blutroten Allel bis zu dem stärksten 34j zu. 34j-♀ sind steril. In der 2. Gruppe, den Kreß-Allelen, sind Facetten überhaupt nicht mehr feststellbar. Die Augenoberfläche ist auch bei den schwachen Allelen dieser Gruppe glatt und ungeperltd. Die Farbe ist 3. bis 1. Kreß mit mehr Weißgehalt als bei den anderen Gruppen. Bei allen Kreß-Allelen ist zudem eine ausgesprochene Randbildung vorhanden, und die Randfarbe ist fuchsrot. Außerdem haben vor allem die schwachen Kreß-Allele noch eine netzige Verteilung von brauner Farbe über dem ganzen Auge. Das stärkste Allel dieser Gruppe lozenge-35 G hat einen reinen, wie braunes Milchglas opaken Farbton mit braunrotem Rand. Auch hier nimmt die ♀-Sterilität vom schwächsten bis zum stärksten Allel zu. lozenge-

Abb. 3.

Homozygote	Oberfarbe	Untergrundfarbe	Facettenbildung	Facettenhärfchenverteilung	Geperlt	Fertil	— Randbildung	Augenform
Blutrotes Allel lozenge-34 j	• • • •	{ (mittleres Rot) 8 p g	(erstes Rot) 7 n c	— + —	++ +	— — —	— — —	elliptisch
Kreß-Allel lozenge-35 G	• • • •	{ (erstes Kreß) 4 p c	(erstes Kreß) 4 n c	— — —	— — —	— — —	++ +	mandel- förmig
almondex	• • • •	{ dunkel- brauner als normal*)	normal	— + +	— + +	— + +	— — —	kleiner und unregelmäßig
Normaler Allel	• • •	normal	normal	++ +	++ +	++ +	— — —	normal
compound								
lozenge-34	• • •	normal	normal	++ +	++ +	++ +	— — —	normal
almondex	• • •	neigt zu Kreß*)	neigt zu Kreß*)	(—) + + +	+ + +	+ + +	— — —	unregelmäßig
lozenge-35 G	• • •	—	—	— + +	— + +	+ + +	— — —	elliptisch
almondex	• • •	—	—	— + +	— + +	— + +	— — —	— — —
lozenge-34	• • •	—	—	— + +	— + +	— + +	— — —	— — —
lozenge-35 G	• • •	—	—	— + +	— + +	— + +	— — —	— — —
— — — Facetten fehlen; Fazettenhärfchen fehlen; ungeperlt; steril; Randbildung fehlt.								
— + +	• ,	stark reduziert;	• ,	sehr unregelmäßig;	etwas geperlt;	± steril;	etwas ausgebildet.	
— + +	• ,	schwach,	• ,	± unregelmäßig;	stärker geperlt;	± fertil;	• ,	deutlich.
— + +	• ,	normal;	• ,	normal;	geperlt;	fertil;	• ,	stark ausgeprägt.

*) Durch die Farbtafel nicht zu bestimmen, da die Abweichungen zu gering sind.

35 G-♀ sind steril. Die 3. Gruppe dieser multiplen Allelenreihe ist die almondex-Gruppe. Bisher wurde almondex zwar derselbe locus zugeordnet wie lozenge, es wurde aber als fremdes Gen angesehen, also nicht als Allel. Das Auge ist hier etwas kleiner, Facetten und Facettenhäärchen sind vorhanden, und mit stark schwankender Expressivität finden wir einen braunen »Schimmer« über dem Auge.

Der compound almondex über dem phaenotypisch entfernt stehenden lozenge-35 G, dem stärksten Allel der braun-Gruppe, gibt einen compound-Effekt hinsichtlich des braunen »Schimmers« und der Augenform. Der compound almondex über dem phaenotypisch nahestehenden stärksten Allel der blutroten Gruppe ist normal. Die beiden Allelengruppen verhalten sich also qualitativ verschieden gegenüber almondex.

Aber auch der compound braunes Allel/blutrotes Allel zeigt zwar einen deutlichen compound-Effekt in einzelnen Phaenen, wobei sich aber für diese kein geordnetes System herstellen läßt, weil die Dominanzverhältnisse für die einzelnen Phaene bei den beiden Gruppen jeweils verschieden sind. In dem Phaen »Fertilität« verhält sich der compound wie zwei lagefremde Gene: der compound lozenge-35 G/lozenge-34 j ist steril, trotzdem die homozygoten lozenge-35 G- und lozenge-34 j-♀ jeweils steril sind. D. h. in dem Phaen »Fertilität« besteht zwischen den beiden Gliedern der Allelenserie keine Verwandtschaft.

Denselben Schluß müssen wir ziehen, wenn wir die verschiedenen Allele der drei Gruppen mit anderen Augenfarbgenen kombinieren. Die Dihomozygote des Kreß-lozenge-Allels 35 G und scarlet ist weiß, während die Dihomozygote starkes blutrotes Allel lozenge-34j und scarlet sich qualitativ anders verhält, das Auge ist hellrot.

Kurz: die lozenge-Allele sind nicht in ein System einzuordnen, das man auf verschiedene Genquantitäten bei gleicher Genqualität zurückführen kann. Für einige Phaene sind mit Bestimmtheit qualitative Unterschiede nachweisbar.

Aus obigen Befunden könnte geschlossen werden, daß gleichzeitig z. B. mit dem Gen lozenge 34j bzw. lozenge 35 G andere benachbarte Gene mutiert sind, wobei die benachbarten »dazumutierten« Gene z. B. für Fertilität bei 34j und 35 G räumlich verschieden liegen. Diese Theorie ist von FRIESEN entwickelt. Wir lehnen aber diese Theorie der Kettenmutation ab, vor allem weil nach unseren bisherigen Kenntnissen der Mutationsprozeß ein

unilokaler Vorgang ist, und es eine unmögliche Annahme ist, daß bei jedem Mutationsschritt zu einem bestimmten Allel zwangsläufig dieselbe Kette mutiert.

Die Annahme, daß auf einer durch Faktorenaustausch nicht mehr trennbaren Einheit mehrere Gene lägen, ist völlig spekulativ und durch nichts bewiesen. Ich nehme an, daß die Fälle, in denen wie im lozenge-Beispiel, 2 polyphaene Allele α_x und α_y im compound in einigen Phaenen keine Endwirkung zeigen, so zu erklären sind, daß diese beiden Allele α_x und α_y in diesen betreffenden Phaenen qualitativ verschieden sind, während sie sich in den Phaenen, die im compound zusammenwirken, vielleicht quantitativ unterscheiden.

Der 2. Fall, der uns etwas weiter führt, betrifft die miniature-Allelenreihe. 4 lagegleiche Gene verursachen als Endeffekt einen kleinen »miniature«-Flügel. Durch zahlreiche Kopplungsexperimente ist wiederum bewiesen, daß diese Gene lagegleich sind. Meine bisherigen Untersuchungen über die Normalentwicklung des normalen und miniature-Flügels weisen darauf hin, daß die miniature Allele nur die Streckungsvorgänge in der Längsrichtung und Querrichtung beeinflussen. Wieder können wir zwei Gruppen von Allelen unterscheiden. Der Einfachheit halber nenne ich sie die *a*- und *c*-Gruppe. In sich zeigen die Allele der *a*- und *c*-Gruppe einen compound-Effekt. Beide Male ist der compound größer als die Homozygote der *a*- bzw. *c*-Gruppe. Der compound *a/c* ist fast normal groß. Die Unterschiede zu normal sind bei den Heterozygoten und dem compound: Allel der *a*-Gruppe/Allel der *c*-Gruppe nur durch planimetrieren zu verifizieren.

Auf Grund dieses Befundes müßten wir, wenn wir der quantitativen Hypothese absolute Beweiskraft zumessen, annehmen, daß die beiden Gruppen innerhalb der Allelenreihe auf absolut gekoppelte Gene innerhalb einer durch Faktorenaustausch nicht trennbaren genetischen Einheit zurückzuführen sind. Mir erscheint es aber eher den Tatsachen zu entsprechen, daß auf einer genetischen Einheit nur ein Gen liegt, und daß durch einen Mutationsprozeß sowohl quantitative wie auch qualitative Umänderungen entstehen können.

Fassen wir die Ergebnisse kurz zusammen. Aus denselben Gründen, aus denen aus quantitativen Verschiedenheiten der Reaktionen und Endwirkungen auf nur quantitative Verschiedenheiten der Gene geschlossen ist, ist aus qualitativen Verschieden-

heiten auf nur qualitative Verschiedenheiten der Gene zu schließen. Und auf Grund der vorliegenden Befunde müssen wir annehmen, daß innerhalb einer Allelenreihe beides vorkommen kann.

Hier nach schließe ich aus der qualitativen Verschiedenheit der Endwirkung einzelner Phäne polyphäner Allele nicht auf das Vorhandensein absolut gekoppelter Gene bzw. Zentren, sondern auf eine qualitative Verschiedenheit solcher Allele entweder in ihrer ganzen Natur oder zum mindesten in einzelnen Phänen.

Wir müssen uns darüber aber klar sein, daß wir auf Grund dieser Methode nicht generell die Frage, ob die Genänderungen innerhalb einer Allelenreihe quantitativer oder qualitativer Natur sind, beantworten können, weil wir in diesen Experimenten auf die Gennatur entweder nur aus den quantitativen oder qualitativen Ähnlichkeiten der Endwirkungen schließen, oder aus dem Verwandtsein bzw. dem Nichtverwandtsein der Reaktionen, die zu diesen Endwirkungen führen.

Das Schwergewicht der neuen Befunde lege ich auf die Tatsache, daß sich innerhalb einzelner multipler Allelenreihen allmählich eine Nichtverwandtschaft der Allele herausbilden kann, so daß die Endglieder trotz ähnlicher bis gleicher Endwirkung sich dennoch so verhalten, wie *lagefremde Gene*. Mir scheinen hiermit Hinweise gegeben für die Möglichkeit des Neuentstehens von Genen.

11. Herr Dr. HANS BREIDER:

Genmanifestation und genotypisches Milieu.

(Aus dem K. W. I. für Züchtungsforschung, Münsberg/Mark.)

(Mit 4 Abbildungen.)

Über die veränderte Wirkung von Farbgenen in artfremder Erbmasse haben bereits KOSSWIG (1929, 1936) und GORDON (1931) Mitteilungen gemacht. Aus KOSSWIGS Versuchen geht hervor, daß bestimmte Farbfaktoren der Art *Platypoecilus maculatus* Günther nach Veränderung ihres genotypischen Milieu durch Kreuzung mit anderen Arten eine Steigerung in ihrer Wirkung erfahren. Kreuzt man nämlich ein normal grau gefärbtes Weibchen der Art *Xiphophorus helleri* Heckel mit einem *Pl. maculatus*-Männchen der Varietät »*Nigra*«, so erhält man in der F_1 Bastarde, die schwächer gefärbt sind als ihr Platy-Elter. Die Art des schwarzen Pigments,

das die Varietät »*Nigra*« auszeichnet, ist in Makromelanophoren gelagert. Vermehrt man die *Helleri*-Erbmasse durch Rückkreuzung eines F_1 -Tieres mit einem Schwarzträger, so treten u. a. schwarze F_2R -Individuen auf, die derartig stark pigmentiert sind, daß sich Farbtumoren bilden. Die Schädigung des Organismus durch die Farbgeschwülste kann soweit gehen, daß die Flossen abfallen und Haut und Muskulatur beschädigt werden.

Die bisher bekannt gewordenen Kreuzungen, die zur Lösung der Frage nach dem Verhalten eines Gens in fremder Erbmasse zwischen *Xi. helleri* und *Pl. mac.* hergestellt wurden, sind mit der soeben besprochenen grauen Wildform des Schwertfisches ausgeführt. In den letzten Jahren ist als neue Varietät des *Xi. helleri* der Albino-Schwarzträger bekannt geworden. Dem Albino-*Helleri* fehlt das in Mikromelanophoren gelegene Melanin, das in Zusammenarbeit mit Lipophoren für die normale graue Färbung verantwortlich zu machen ist. Da das schwarze Pigment auch in den Augen fehlt, erscheinen diese infolge des durchschimmernden Blutes rot. Die Körperfarbe ist gelblich, weil die Lipophoren mit dem gelben Farbstoff erhalten bleiben. — Der Albinofaktor *a* wird gegenüber seinem allelen Wildfärbungsgen *A* einfach rezessiv vererbt (KOSZWIG 1936), so daß wir einem Albino die Formel *aa* geben können.

II.

Ein schwarzes F_1 -Weibchen der Gattungskreuzung *Xi. helleri*-Weibchen \times »*Nigra*« *Pl. mac.*-Männchen wird mit einem albinotischen *Helleri*-Männchen gepaart. Dem schwarzen F_1 -Weibchen geben wir die Formel *NnAA*, dem Albinomännchen die Formel *nnaa*. *N* ist das zu seinem normalen Wildfärbungsgen *n* dominante allele Schwarzfärbungsgen. Aus der Kreuzung *NnAA* \times *nnaa* geht eine F_2R hervor, die zu 50% aus heterozygoten *NnAa*-Individuen besteht.

Unter den in der Regel sterilen farbigen F_2R -Fischen wurde ein Weibchen geschlechtsreif. Dieses *NnAa*-Tier wurde wiederum mit einem Albinomännchen rückgekreuzt. Aus der Paarung *NnAa* \times *nnaa* resultieren vier verschiedene Genotypen, von denen uns der Genotyp *Nnaa* im besonderen interessiert. Wir wissen einerseits, daß bei Homozygotie des Albinofaktors die Ausbildung des schwarzen Pigments verhindert wird. Andererseits wissen wir aber auch, daß bei Vermehrung der *Helleri*-Erbmasse der Farbfaktor *N* eine Steigerung seiner Wirkung bis zur Tumorenbildung erfährt. Das Resultat obiger Paarung waren u. a. sechs

Nnaa-Fische, von denen nur einer hochgezüchtet werden konnte. Dieses Tier war, wie seine *Nnaa*-Geschwister, zunächst schwarz gefärbt und besaß rote Augen. Ich nannte es daher »den schwarzen Albino«. 10 Tage nach der Geburt verblaßte allmählich die Schwarzfärbung und der Fisch glich nunmehr einem »gewöhnlichen« Albino. Nur seine Augen waren dunkler gefärbt. Nach weiteren 14 Tagen konnte eine allmähliche Rotfärbung des Körpers beobachtet werden, bis schließlich nach drei bis vier Wochen der Fisch rot war (Abb. 1).

Schon als der Fisch noch schwarz war, setzte unter der Wirkung der *Helleri*-Modifikatoren die Tumorenbildung ein, die sich im Ausfall von Schwanz- und Rückenflossenstrahlen äußerte. Diese Destruktion wurde zeitlebens beibehalten. Mit der Ausbildung der roten Farbe verwandelte sich sozusagen der ganze Schwanzstiel in eine Geschwulst.

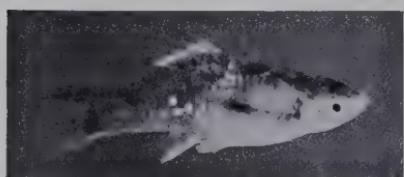


Abb. 1. »Schwarzer« Albino. Der Fisch hat sich bereits rot gefärbt. Man sieht in den Schuppen und in der Brustflosse schwarze Pigmentpunkte.

Schuppen schwarze Pigmenttupfen auf, die jedoch immer wieder verschwanden. Ein reichlicher Schuppenausfall mit nachfolgender Blutung war für den schwarzen Albino charakteristisch, eine Eigenart, die man bislang bei keiner anderen Farbvarietät des *Xi. helleri* oder des *Pl. maculatus* beobachtet hat.

III.

Für Albinotiere ist allgemein charakteristisch, daß ihnen das Melanin fehlt. Damit Melanin gebildet wird, ist das Vorhandensein von Wasser, Sauerstoff, Chromogen und Oxydase notwendig. Als Chromogen kommen Oxybenzolderivate, wie Tyrosin und Dioxyphenylalanin in Betracht. Diese werden über einen roten Farbstoff zu Melanin aufoxidiert. Abgesehen davon, daß das Albinogen als Hemmungsfaktor schlechthin wirken kann, könnte als einfachste Ursache für die Nichtbildung des Melanins das Fehlen des Chromogens oder der Oxydase in Frage kommen, da Wasser und Sauerstoff dem Fisch genügend zur Verfügung stehen. Die nach der Prüfstreifenmethode (SCHMALFUSS) angestellten Versuche ergaben, daß irgendein Chromogen im albinotischen wie nichtalbinotischen Fisch vorhanden ist, das mit Tenebriooxydase eine Reaktion er-

gibt. Ob jedoch dieses nachgewiesene Chromogen dasjenige Chromogen ist, das auch für die Bildung des Melanins verantwortlich ist, ist vorläufig noch eine ungeklärte Frage. Eine Oxydase war bislang bei keiner Rasse nachweisbar. In gesättigter Dopalösung zeigten Hautstückchen von Albino sowie von nichtalbinotischen Fischen keine Verfärbung. Ob neben der Wirkung eines Hemmungsstoffes das Fehlen der Oxydase für das Fehlen des Melanins von Bedeutung ist, werden nur eingehendere chemische Untersuchungen entscheiden können.

IV.

Normalerweise ist das schwarze tumorenbildende Pigment in Makromelanophoren gelagert, charakteristische, große Zellen, wie Abb. 2 zeigen möge. Die kleinen schwarzen Pigmentareale auf dem später rotgefärbten schwarzen Albino werden nicht aus Makromelanophoren, sondern aus mikroskopisch kleinen Pigmentpunkten gebildet. Über das Zustandekommen dieser eigenartigen Pigmentbildung herrscht vorläufig noch Unklarheit.

Der rote Farbstoff liegt allgemein in Chromatophoren, die in ihrer Form den Makromelanophoren entsprechen, oder in Zellen, die länglich geformt sind (Abb. 3). Meist kommt rotes Pigment mit gelbem Farbstoff gemeinsam in derselben Zelle, in sog. Erythroxanthophoren, vor. In solchen Fällen konzentriert sich dann der gelbe Farbstoff auf das Zentrum der Farbzelle. Obgleich der rote Farbstoff kein Lipochrom ist, bleibt er dennoch in beiden genannten Zellformen im Albino erhalten. Dies ist um so interessanter, als es bislang so erscheint, daß der schwarze und rote Farbstoff innerhalb der Unterfamilie der Xiphophorini miteinander verwandt sind.



Abb. 2. Makromelanophore.



Abb. 3. Rote Farbzellen.

Es war daher überraschend, als der schwarze Albino allmählich rot wurde. Doch zeigte sich die Rotfärbung als ziemlich schwach und gerade an den Körperstellen nur sehr wenig, wo anormales Wachstum tumorähnliche Wucherungen vermuten ließ. Auch bei der mikroskopischen Untersuchung stellte sich im Vergleich zu der Menge des Melanins eines schwarzen, also nichtalbinotischen Rückkreuzungsfisches eine relativ geringe Menge an rotem Farbstoff heraus. Soweit an den Stellen, an denen der rote Farbstoff weniger dicht lag, festgestellt werden konnte, besaß der *Nn*-Albino neben großen Erythroxanthophoren besonders zahlreiche Xanthophoren, die in ihrer Größe normale Xanthophoren weit überragten.

Die nicht albinotischen Geschwister unseres schwarzen Albino besaßen keine roten Farbzellen. Es ist somit das Wahrscheinlichste, daß die Ausbildung roten Pigments auf das Zusammenwirken des Schwarzfaktors *N* mit dem homozygot vorhandenen Albinogen zurückzuführen ist.

V.

Abb. 4 zeigt einen Querschnitt durch die Haut unseres schwarzen Albino aus der Schwanzregion, die, wie schon gesagt, den Eindruck der Desorganisation durch Tumoren machte. Tatsächlich ist die Haut ganz wie bei einem Fisch mit Melanom gegenüber



Abb. 4. Querschnitt durch die Haut des "schwarzen" Albino.

normaler etwa um das 3–5fache verdickt. Schuppen fehlen in ihr teilweise vollständig. Auch die Epidermis geht streckenweise ganz verloren. Die Haut unseres Fisches besteht in der Region des »farblosen Melanoms« aus einem dichten Bindegewebe, dessen einzelne zellige Elemente nur schwer zu unterscheiden sind, insbesondere, da bei der angewendeten Technik die Farbstoffe aus ihr herausgelöst wurden.

Wie schon gesagt wurde, ist die Menge des an Stelle des schwarzen Farbstoffes gebildeten wasserlöslichen roten Farbstoffes nicht groß genug, um die Rotfärbung unseres Albino erklären zu können. Diese wird außerdem noch dadurch verursacht, daß sich in der Haut ein überaus reich verzweigtes Kapillarsystem findet (Abb. 4). Eine übermäßige Entwicklung des Blutgefäßsystems der Haut beobachtet man auch sonst bei Fischen mit Melanom. Es hat den Anschein, daß eine noch stärkere Hypertrophie im tumorbehafteten Körperabschnitt des schwarzen Albino stattgefunden hat. Eine derartige Bildung würde für den Abtransport gebildeter Melaninvorstufen von großer Bedeutung sein können. (Eingehendere Untersuchungen folgen.)

VI.

Zusammenfassend läßt sich auf Grund unserer Beobachtungen feststellen:

1. Der Farbfaktor N des *Platypoecilus maculatus* erfährt in Helleri-Erbmasse eine Steigerung seiner Wirkung bis zur Bildung melanotischer Tumoren.
2. Diese Wirkungssteigerung bleibt bei homozygotem Vorhandensein des Albinofaktors bezüglich der Tumorenbildung bestehen, ohne daß Schwarzfärbung erhalten bliebe.
3. Unter dem Einfluß des homozygot vorhandenen Albino-gens verschwindet bei einem im Jugendstadium schwarzen Albino die Schwarzfärbung, an deren Stelle nach einigen Tagen gelbrote Färbung tritt.
4. Diese Rotfärbung des erwachsenen »schwarzen« Albino beruht teils auf wasserlöslichem (melaninähnlichem), rotem Farbstoff, teils auf Haemoglobin dank einer Hypertrophie des Blutgefäßsystems in dem entarteten Gewebe der Haut.
5. Der Versuch lehrt uns schließlich die Abhängigkeit eines Gens in seiner Wirkung von dem übrigen Genom und zeigt uns zugleich, wieweit ein Gen unter dem Einfluß seines genotypischen Milieu den gesamten Organismus beeinflussen kann.

Literatur.

1. KOSSWIG, C., Über die veränderte Wirkung von Farbgenen des *Platypoecilus maculatus* in der Gattungskreuzung mit *Xi. hell.* Ind. Abstg. **50** (1929) 63-73. — 2. Ders., Das Gen in fremder Erbmasse. Züchter **15** (1929) 152-157. —
3. Ders., Melanotische Geschwulstbildungen bei Fischbeständen. Verh. Deutsch. Zool. G. **1929**, 114-120. — 4. GORDON, M., Hereditary Basis of Melanism in Hybrid-Fishes. J. Cancer **15/3** (1931). — 5. Ders., The scientific Value of Small Aquarium Fishes. Bull. New York Zool. Soc. **35** (1932) 11-17.

12. Herr Dr. RUDOLF F. HEBERDEY (Graz):

Neue Untersuchungen über den Farbensinn niederer Krebse.

(Mit 2 Abbildungen.)

Für alle wirbellosen Tiere, bei denen bisher ein Farbensinn mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte, sind kompliziert gebaute Lichtsinnesorgane mit einer großen Zahl von Sinneszellen und mannigfachen Hilfsapparaten charakteristisch: die Linsenkamera-Augen der Cephalopoden, die Komplexaugen der Crustaceen und Insekten. Es war daher von besonderem Interesse, auch Tierformen zu untersuchen, deren Augenbau ein einfacherer ist. Dazu schienen aus verschiedenen Gründen die Copepoden besonders geeignet. Einmal stimmen sie im Prinzip in ihrem anatomischen Bau mit den schon mehrfach untersuchten Cladoceren überein und besitzen auch eine ähnliche Lebensweise, so daß zu erwarten stand, daß die bei den Cladoceren benützte Versuchsanordnung mit geringen Abänderungen herangezogen werden könnte und rasch zu entscheidenden Ergebnissen führen würde. Andererseits fehlen den Copepoden aber die Komplexaugen, es bleibt bei ihnen zeitlebens das unpaare Nauplius- oder Medianauge als einziges Lichtsinnesorgan bestehen. Dieses besteht aus drei Pigmentbecherocellen, von denen zwei ungefähr gegen die Seiten gekehrt sind, während das dritte nach unten gerichtet ist. Jeder solche Ocellus enthält nach den mir vorliegenden Schnittserien nur etwa acht gleichgestaltete Sinneszellen.

Fragestellung und Versuchsanordnung waren im wesentlichen gleich wie bei meiner Untersuchung an Daphnien¹. Es wurde geprüft, ob bei bedingungslos positiv phototaktischen Tieren ein einmal festgestelltes Reizgleichgewicht zwischen zwei verschiedenfarbigen, aus entgegengesetzten Richtungen einfallenden

¹⁾ HEBERDEY, RUDOLF F., Der Farbensinn helladaptierter Daphnien. Biol. Zbl. **56** (1936) 207-216.

Lichtern, die gleichzeitig auf die Tiere einzuwirken beginnen (Simultanversuche), bei sonst unveränderten Versuchsbedingungen gestört wird, wenn zwischen dem Beginn des Einwirkens des einen Lichtes (Dauerlichtes) und des zweiten Lichtes (Kontrastlichtes) ein zeitlicher Abstand von 10 Minuten besteht (Successivversuche). Kann eine solche Störung festgestellt werden, so ist sie nur so erklärbar, daß für die Perception der beiden verschiedenfarbigen Lichter verschiedene Photoreceptoren in überwiegendem Maße in Betracht kommen, die in den Simultanversuchen gleich stark, in den Successivversuchen aber verschieden stark ermüdet sind, worauf die Störung des in den Simultanversuchen festgestellten Reizgleichgewichtes in den Successivversuchen zurückzuführen ist. Der Nachweis solcher auf bestimmte Wellenlängenbereiche des Spektrum optimal, auf andere Wellenlängenbereiche nicht oder schwächer ansprechender Receptoren ist aber zugleich ein Beweis für die Fähigkeit der betreffenden Tierart, die in Frage stehenden Farben zu unterscheiden.

Als Versuchsobjekt diente *Diaptomus zachariae* Poppe.

Die Versuchsanordnung nach der von HAMILTON angegebenen Methode² war gegenüber der Anordnung bei meinen Daphnien-Versuchen nur insoweit geändert, als sich die Versuchstiere, stets sechs an der Zahl, in einer kleinen Glascuvette vom Format $6,5 \times 4 \times 1$ cm befanden, deren Schmalseiten den beiden Lichtern zugekehrt waren. Die Cuvette war bis 1 cm vom oberen Rande mit filtriertem Tümpelwasser gefüllt, dem 2 ccm mit Kohlensäure gesättigten Wassers beigemischt war, um die Phototaxis der Tiere zu intensivieren, enthielt also im ganzen 22 ccm Wasser. An den Längswänden befanden sich in der Mitte wieder die beiden senkrechten Ritter, durch die das Versuchsgefäß für den Beobachter in zwei Hälften geteilt wurde. Registriert wurden stets die Tiere, die sich in der dem jeweils kürzerwelligen Lichte zugekehrten Hälfte des Versuchsgefäßes befanden. Zur Herstellung der farbigen Lichter (Rot, Gelb, Grün, Blau) dienten die gleichen Farbgläser wie bei den Versuchen an Daphnien. Jeder einzelne Versuch dauerte 18 Minuten.

Da die Tiere bei längerem, ungestörtem Aufenthalt im Versuchsgefäß manchmal ziemlich bewegungsunlustig sind und unter solchen Umständen im Successivversuch auf Beleuchtungsänderungen (Auftreten des Kontrastlichtes) nur schlecht reagieren,

² HAMILTON, W. F., A direct method of testing color vision in lower animals. Proc. Nat. Ac. Sci. Washington 8 (1922) 350-353.

wurden sie vor Einschalten des Kontrastlichtes aus diesem Ruhezustand aufgestört. 15 Sekunden vor Einschalten des Kontrastlichtes wurde das Dauerlicht abgeblendet und nun mit einem kleinen Holzstäbchen eine Wasserströmung im Versuchsgefäß erzeugt. Dadurch werden die Tiere gleichmäßig im Versuchsgefäß verteilt und gleichzeitig aus ihrem Ruhezustand aufgeschreckt und zu kräftigen Sprüngen veranlaßt. Zu Beginn der 11. Minute begannen dann beide Lichter gleichzeitig auf die Versuchstiere einzuwirken. Es waren daher in diesem Augenblick die Versuchsbedingungen — abgesehen von der vorhergegangenen Bestrahlung durch das Dauerlicht — vollkommen gleich wie zu Beginn der Simultanversuche. Es mußte lediglich darauf geachtet werden, daß die Tiere nicht durch das aktive Eingreifen des Experimentators in der für den Versuchsausfall gewünschten Richtung getrieben wurden. Das wurde vor allem dadurch verhindert, daß die Tiere zur Zeit dieses aktiven Eingriffes wegen der Abblendung des Dauerlichtes für den Experimentator unsichtbar waren; daß auch tatsächlich nur eine gleichmäßige Verteilung der Versuchstiere, nicht aber eine Bevorzugung einer Seite des Versuchsgefäßes hervorgerufen wurde, zeigen sehr deutlich die Kurven in Abb. 2, die zu Beginn der 11. Minute eng um den Idealwert 3 geschart erscheinen und erst nach einiger Zeit infolge der aktiven Bewegungen der Tiere von ihm abweichen.

Bei dem Bestreben, jene Stellung der Lampen zu ermitteln, bei der für die Versuchstiere für die verschiedenen Farbpaare Reizgleichgewicht bestand, ergab sich, daß ein solches nur zwischen den Farben Blau, Grün und Gelb ermittelt werden konnte. Rot übte zwar ebenfalls eine gewisse phototaktische Reizwirkung aus, was sich sehr schön zeigte, wenn man die Tiere einseitig mit rotem Lichte bestahlte, worauf sie sich ziemlich rasch in der entsprechenden Versuchsgefäßhälfte ansammelten, aber diese Reizwirkung war so viel geringer als die der anderen Farben, daß bei der Länge der mir zur Verfügung stehenden optischen Bank (180 cm) die Lampenstellung nicht ermittelt werden konnte, bei der Reizgleichgewicht herrschte; stets war die Reizwirkung von Rot geringer, und zwar noch ganz merklich. Berechnet man jene Stellung der Gelblicht-Lampe, bei der Reizgleichgewicht herrschte, wenn die Stellung des jeweiligen Partners gleich 1 gesetzt wird, so ergeben sich die aus Tab. 1 ersichtlichen Resultate. Der Unterschied ist in die Augen fallend. Bei Blau und Grün sind die Unterschiede in der Lampenstellung nur geringe, wobei auffällt, daß

Tabelle 1.

Stellung der Lampe = 1	Stellung der Gelblichtlampe
Blau	1,12
Grün	1,25
Rot	> 5,15

Blau, wie aus der Stellung der Gelblichtlampe ersichtlich, einen größeren Reizwert besitzt als Grün, obwohl es für das Auge des Beobachters bei weitem dunkler erscheint, so dunkel, daß im Blaulicht allein das Beobachten und vor allem Zählen der Versuchstiere ziemliche Schwierigkeiten bereitet; eine neuerliche Bestätigung der schon öfters gemachten Feststellung, daß die

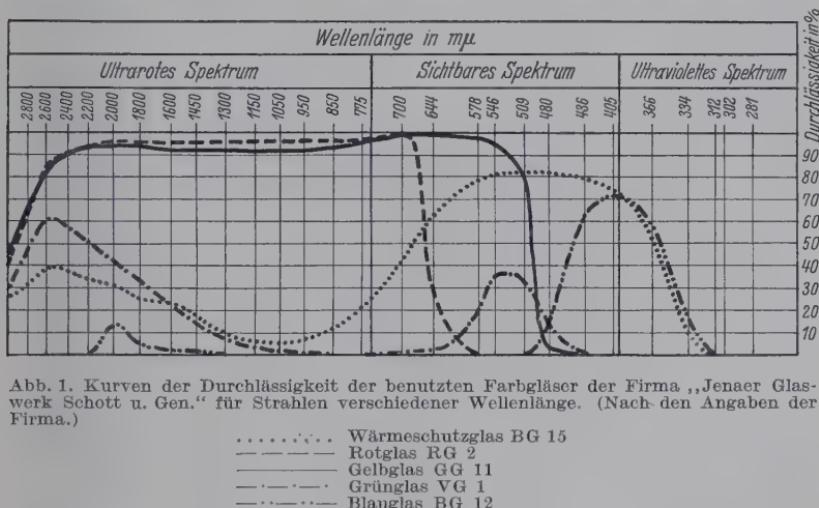
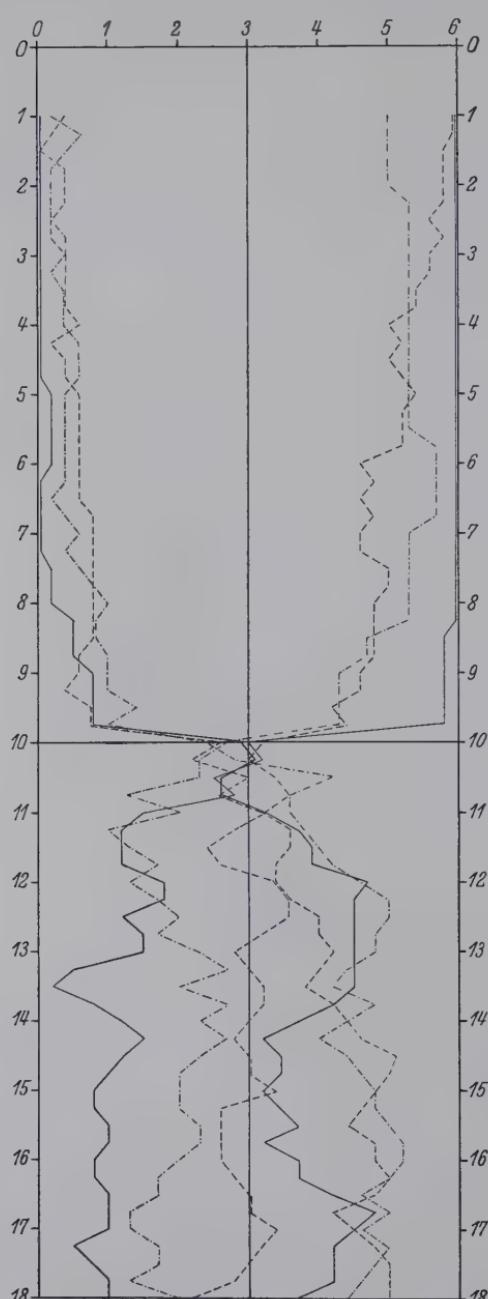


Abb. 1. Kurven der Durchlässigkeit der benutzten Farbgläser der Firma „Jenaer Glaswerk Schott u. Gen.“ für Strahlen verschiedener Wellenlänge. (Nach den Angaben der Firma.)

Helligkeitsverteilung im Spektrum für die wirbellosen Tiere eine andere ist als für das farbentüchtige menschliche Auge und sich der für das farbenblinde (dunkel adaptierte) Auge nähert. Das rote Licht hat dagegen so geringe Reizwirkung, daß die Annahme wohl berechtigt erscheint, daß die von dem Rotglas durchgelassenen Strahlen zum überwiegenden Teil überhaupt keinen Reizwert besitzen und daher wohl auch nicht wahrgenommen werden, daß *Diaptomus zachariae* also rotblind ist und die geringe Reizwirkung des Rotlichtes dadurch zustande kommt, daß von dem Rotglas in geringen Mengen auch andere Strahlen durchgelassen werden. Wie aus Abb. 1 ersichtlich, fällt aber die Kurve der Durchlässigkeit des Rotglases gegen den kurzweligen Teil des Spektrum sehr

steil ab. Da offenbar die kürzestwelligen Strahlen, die vom Rotglas durchgelassen werden, es sind, die auf die Versuchstiere noch



eine Reizwirkung ausüben, der wirksame Bereich aber sehr klein sein muß wegen der geringen Stärke der Reizwirkung, läßt sich die Grenze des für das *Diaptomus*-Auge sichtbaren Lichtes etwa bei $650 \text{ m}\mu$ festlegen, was sehr gut in Übereinstimmung steht mit Befunden bei anderen Wirbellosen (*Daphnia*, *Drosophila*, Honigbiene).

Da das Rotlicht demnach für die Versuche ausscheidet, wurden die Successivversuche nur mit den restlichen drei Farben in ihren möglichen drei Kombinationen ausgeführt. Von besonderem Interesse waren dabei die Resultate der reziproken Versuchsreihen. Über den Ausfall der Versuche und die auf statistischem

Abb. 2. Mittelwerte der Verteilung der Versuchstiere während der Successivversuche. Abszisse: Anzahl der Tiere auf der Seite des jeweils kürzerwelligen Lichtes; Ordinate: Zeit in Minuten. Am Ende der 10. Minute wurde das Kontrastlicht eingeschaltet.

Farbpaare: Gelb-Grün ———
Grün-Blau - - - - -
Gelb-Blau - - - - -

Links beginnende Kurven: Kürzerwelliges Licht als Kontrastlicht. Rechts beginnende Kurven: Kürzerwelliges Licht als Dauerlicht.

Wege ermittelte Sicherheit der gefundenen Resultate geben Abb. 2 und Tab. 2 Auskunft. Die in der 4. Kolumne der Tab. 2 verzeichneten Mittelwerte wurden so bestimmt, daß sämtliche

Tabelle 2.

Dauerlicht	Kontrastlicht	Anzahl der reg. Werte	Mittelwert	$M \pm 3 m$
Gelb	Blau	137	4,31	3,83-4,79
Blau	Gelb	141	2,92	2,69-3,23
Grün	Blau	145	4,68	4,41-4,95
Blau	Grün	87	1,94	1,63-2,25
Gelb	Grün	116	4,02	3,75-4,29
Grün	Gelb	116	1,06	0,82-1,30
Simultanversuche		503	2,90	2,60-3,20

in einer Successivversuchsreihe vom Beginn der 12. Minute bis zum Versuchsende registrierten Verteilungswerte zusammengefaßt und daraus das Mittel gezogen wurde. Die so gewonnenen Mittelwerte geben also die durchschnittliche Verteilung der Tiere in den einzelnen Versuchsreihen nach Beginn des Einwirkens des Kontrastlichtes an. Die 11. Minute wurde außer acht gelassen, da die Neuverteilung der Tiere nach Einschalten des Kontrastlichtes eine gewisse Zeit benötigt. Bei den Simultanversuchen wurden sämtliche vom Beginn der 1. Minute bis zum Versuchsende registrierten Werte zur Ermittlung des Mittelwertes herangezogen. Es zeigt sich, daß in den Simultanversuchen die dem Reizgleichgewicht entsprechende Lampenstellung so genau bestimmt wurde, daß der errechnete Mittelwert (2,90) nur sehr wenig von dem idealen (3,00) abweicht. Ferner ergibt sich, daß von den sechs möglichen Successivversuchsreihen (drei verschiedene Farbkombinationen und deren reziproke Versuche) fünf auch durch den dreifachen mittleren Fehler des Mittelwertes von dem Ausfall der Simultanversuche statistisch gesichert abweichen. Nur in einem Falle, der später noch genauer analysiert werden soll, ist dies nicht der Fall. Es folgt daher:

1. Eine Störung des im Simultanversuch festgestellten Reizgleichgewichtes im Successivversuch ist möglich.
2. Es sind daher spezifisch abgestimmte Rezeptoren im Auge vorhanden, die durch längeres Einwirken des Wellenlängenbereiches, auf den sie abgestimmt sind, in ihrer Leistungsfähigkeit herabgesetzt, d. h. ermüdet werden.

3. Die perciptierten Lichter werden demnach ihrem Farbwerte nach unterschieden. *Diaptomus zachariae* unterscheidet Blau, Grün und Gelb und ist rotblind.

Eine genauere Analyse der gewonnenen Resultate gestattet auch einen gewissen Einblick in die Frage, ob den verschiedenen farbspezifischen Receptorengruppen im Sinnesorgan auch getrennte Zellen bzw. Zellgruppen im Zentralorgan zugeordnet sind, ob also die von den verschiedenen Receptorengruppen ausgehenden Impulse im Gehirn auseinander gehalten werden. Da bei *Daphnia* dieser Nachweis gegückt ist, ist es bei dem ähnlichen anatomischen Bau von vornherein recht wahrscheinlich, daß bei *Diaptomus* die Verhältnisse gleich liegen. Es läßt sich dafür aber auch ein Beweis erbringen. Berechnet man nämlich die Differenz der Mittelwerte der Verteilung bei den reziproken Successivversuchsreihen, so erhält man die in Tab. 3 zusammengestellten

Tabelle 3.

Farbpaar	Differenz der Mittelwerte
Gelb-Blau	1,39
Gelb-Grün : : : :	2,96
Grün-Blau	2,74

Werte. Die Differenz ist für das Farbpaar Gelb—Blau nur etwa halb so groß wie für die beiden anderen Farbpaare. Eine Erklärung für diese Tatsache ergibt sich aus dem Ausfall der Versuche für dieses Farbpaar, der aus Abb. 2 besonders gut ersichtlich ist. Während bei den Farbpaaren Gelb—Grün und Grün—Blau in beiden der reziproken Versuchsreihen eine ungleichmäßige Verteilung erzielt wurde und die beiden Abweichungen sich summieren, ist dies bei dem Farbpaar Gelb — Blau nicht der Fall. Wenn Blau als Dauerlicht verwendet wird, vermag Gelb als Kontrastlicht im Mittel eine Störung der gleichmäßigen Verteilung nicht zu erzielen. Daß dem gelben Licht diese Fähigkeit aber nicht überhaupt abgeht, zeigt der positive Ausfall der Versuche mit dem Farbpaar Gelb—Grün. Maßgebend für den negativen Ausfall ist also offensichtlich das blaue Licht, das als Dauerlicht verwendet wurde. Blaues Licht als Dauerlicht übt eine hemmende Wirkung aus, die verhindert, daß gelbes Licht als Kontrastlicht die zu erwartende Verteilungsstörung hervorruft. Auf das im Spektrum näher stehende Grün vermag aber das blaue Licht diese Wirkung offenbar nicht auszuüben. Solche Hemmungserschei-

nungen an und für sich sowie die Entscheidung, ob eine Hemmung eintritt oder nicht, können aber nur im Schaltwerk des Zentralorgans ausgelöst werden. Es müssen daher die von den verschieden abgestimmten Rezeptoren kommenden Impulse auch im Gehirne auseinander gehalten werden. *Diaptomus zachariae* besitzt einen im Zentralorgan lokalisierten Farbensinn.

Das Auftreten bzw. Nichtauftreten der Hemmungen läßt sich wahrscheinlich in Zusammenhang bringen mit besonderen Eigenschaften der spezifisch abgestimmten Rezeptoren und der ihnen zugeordneten Bereiche im Zentralorgan, doch möchte ich auf eine genauere Analyse dieser Fragen hier noch nicht eingehen.

Ein Vergleich der an *Diaptomus* und an *Daphnia* gewonnenen Resultate ergibt, daß die Leistungsfähigkeit des Farbensinnes, soweit er gegenwärtig analysiert ist, bei beiden Formen keinerlei Unterschiede zeigt. In beiden Fällen werden mindestens drei Farbqualitäten (Blau, Grün und Gelb) unterschieden, während Rot (etwa jenseits von $650 \text{ m}\mu$) nicht wahrgenommen wird. Der Differenzierungsgrad der Lichtsinnesorgane scheint ohne Bedeutung zu sein für das Vorhandensein und die Leistungsfähigkeit des Farbensinnes.

13. Herr Dr. HANSJOCHEM AUTRUM:

Eine Theorie der Schallwahrnehmung für Luftarthropoden.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

(Mit 2 Abbildungen.)

Wenn von den Hörorganen der Arthropoden gesprochen wird, so denkt man im allgemeinen an die Tympanalorgane, wie sie bei Orthopteren, Schmetterlingen, Singcicaden und Corixiden vorhanden sind. Sämtliche Autoren jedoch, die sich mit der Untersuchung des Hörvermögens der Insekten befaßt haben, betonen, daß die Tympanalorgane nicht die einzigen Schallrezeptoren sein können. So sagt GRABER (1875, S. 110), der als erster eingehende Experimente mit Orthopteren anstellte: »Ich kann beweisen, daß die Tympanalorgane entweder nicht die eigentlichen Gehörorgane der betreffenden Tiere sind, oder, daß, wenn dies der Fall wäre, außerdem und vermutlich für den gleichen Zweck noch andere akustische Apparate vorhanden sein müssen.« In dem gleichen Sinn äußert sich REGEN (1914, S. 892), der bei

♂ von *Thamnotrizon* auch dann noch eine gewisse Schallempfindlichkeit beobachtete, wenn die Tympanalorgane völlig zerstört waren. Ebenso erhielt EGgers bei *Agrotis pronuba* und *Catocala nupta* auch nach Zerstörung der Trommelfelle noch eine Schallempfindlichkeit; die Reaktionen waren zwar schwächer, entsprachen aber vollkommen denen bei intakten Trommelfellen. Ähnliche Erfahrungen machte WEVER (1935) mit einer ganz anderen Methodik als die bisher genannten Autoren: Er leitete vom Bauchmark der Feldheuschrecke *Arphia sulphurea* die Aktionsströme ab, die dort entstanden, wenn er die Tiere in ein Schallfeld brachte. WEVER beobachtete, daß die Aktionsströme auch dann noch vorhanden waren, wenn er die Tympanalorgane zerstörte, daß die Aktionsströme aber ausblieben, wenn außerdem die Körperoberfläche der Tiere mit Ton verschmiert wurde.

Ließ sich schon die Frage nach der Bedeutung der Tympanalorgane nicht restlos klären, so war die andere, ob Insekten ohne Trommelfelle — sei es, daß man sie exstirpiert hatte, sei es, daß sie von Natur keine besaßen — schallempfindlich seien, einer exakten Prüfung scheinbar unzugänglich (s. z. B. VON BUDDENBROCK 1928, S. 132). Auf Grund morphologischer Untersuchungen glaubte man, eine Reihe von Organen, denen man zunächst keine andere Funktion zuzuschreiben wußte, als Hörorgane ansprechen zu dürfen. So halten es zahlreiche Autoren für möglich, daß etwa die Chordotonalorgane oder die Cristae acusticae in den Mittel- und Hintertibien von *Thamnotrizon* (EGGERS 1928, S. 320) oder das JOHNSTONSCHE Organ, die Sensilla trichodea (Haarsensillen) oder Sensilla placodea als Gehörorgane anzusprechen seien. Der experimentelle Nachweis der akustischen Leistungen dieser Organe stieß jedoch auf Schwierigkeiten. Entweder war es unmöglich, die fraglichen Organe, wie etwa die allenthalben im Körper vorhandenen Chordotonalorgane, restlos zu exstirpieren; oder es war der berechtigte Einwand möglich, daß die auf Schall hin beobachteten Reaktionen gar nicht auf die unmittelbare Wahrnehmung von Luftschall hin erfolgt seien: Es konnte experimentell die Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden, daß durch den Schall die Unterlage der Versuchstiere zu Schwingungen angeregt worden war und die Tiere infolge einer allgemeinen Erschütterungsempfindlichkeit reagiert hatten.

Aus diesem Labyrinth von Unklarheiten und Widersprüchen, das die Physiologie des Gehörs bei den Arthropoden bildet, war nur dann ein Ausweg möglich, wenn man die Fragestellung änderte

und von einer anderen Seite her versuchte, an die Erscheinungen heranzukommen. Während bei den bisherigen Untersuchungen die Frage zugrunde lag: Können diese oder jene Arten hören oder nicht ?, ging ich in den folgenden Untersuchungen von der Fragestellung aus: Auf welchem physikalischen Weg ist bei Arthropoden eine Erregung von Nervenendapparaten durch Luftschall möglich ? Oder mit anderen Worten: Wie kann Schallenergie in nervöse Erregung umgewandelt werden ? Organe, von denen von vornherein nachgewiesen werden kann, daß sie der Einwirkung von Luftschall nicht zugänglich sind, scheiden damit als Hörorgane aus. Das sind z. B. die Chordotonalorgane und die Cristae acusticae. Andererseits kann man aus der physikalischen Beschaffenheit des Schalles, auf den die Versuchstiere reagieren, weitgehende Schlüsse auf die Struktur der in Frage kommenden Organe ziehen.

Um die Frage, auf welchem physikalischen Weg eine Umwandlung von Schallenergie in nervöse Erregung möglich sei, beantworten zu können, muß ich Ihnen einige Begriffe der elementaren Akustik erläutern, ohne die ein Verständnis der folgenden Versuche nicht möglich ist.

Betrachten Sie die schwingende Membran eines Lautsprechers. Die Membran sei gerade in einer Phase ihrer Bewegung begriffen, in der sie sich vom Magneten entfernt, sich also in den vor dem Lautsprecher gelegenen Raum hineinbewegt. Sie schiebt dann die Luftteilchen, die vor ihr liegen, vor sich her, diese stoßen wiederum andere Teilchen an, und so fort; die Bewegung der Teilchen pflanzt sich fort. Wenn die Membran um einen gewissen Betrag aus ihrer Nullage entfernt ist, beginnt sie, sich in entgegengesetzter Richtung zu bewegen. Entsprechend werden die Luftteilchen, die in ihrer Nähe liegen, ihr folgen, diese »ziehen« ihre Nachbarn hinter sich her, und auch dieser Vorgang pflanzt sich fort. Damit ist die erste Fundamenteigenschaft einer Schallwelle gegeben: die pendelnde Bewegung der Luftteilchen um eine Nullage. Die Bewegung erfolgt mit einer gewissen Geschwindigkeit, die man als Schallschnelle (gemessen in cm/sec) bezeichnet.

Wir betrachten noch einmal die Lautsprechermembran. In der ersten Phase — Bewegung vom Magneten weg, in den Raum vor dem Lautsprecher hinein — wird die Membran die Luftschicht, die vor ihr liegt, um einen gewissen Betrag zusammendrücken. Der Druck, der hier entsteht, pflanzt sich ebenfalls fort, die fol-

gende Schicht wird ihrerseits komprimiert usw. In der zweiten Phase — Rückbewegung der Membran — entsteht unmittelbar vor der Membran zunächst ein gewisser Unterdruck, der sich ebenfalls fortpflanzt. Das ist die zweite Grundeigenschaft einer Schallwelle: sie besteht aus periodischen Druckschwankungen. Diese Druckschwankungen werden durch den Schalldruck (in dyn/cm^2) gemessen.

Wenn nun senkrecht in den Weg einer Schallwelle eine Fläche gestellt wird, so tritt folgendes ein: Unmittelbar vor der Fläche werden die Luftteilchen stark gebremst, sie können hier keine freie Bewegung mehr ausführen, ihre Amplitude wird gering sein. Dafür wird sich die Bewegungsenergie in Druck auf die bremsende Fläche umwandeln. An der Fläche ist also ein Druckmaximum vorhanden, die Geschwindigkeit (Schnelle) ist dagegen sehr klein. In dieser Weise werden Trommelfelle erregt, wie etwa die der Säugetiere, Orthopteren usw. Es sind die Druckschwankungen der Luft, die auf die Trommelfelle wirken, sie in geringe Bewegungen versetzen und so den Nervenendapparat reizen. Damit ist der physikalische Weg aufgezeigt, auf dem die Druckenergie von Luftschall unmittelbar auf morphische Strukturen des Tierkörpers übertragen werden kann.

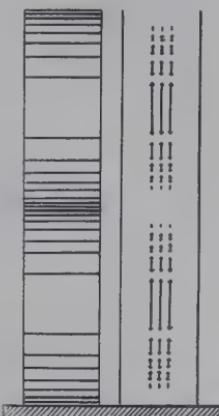
Gibt es nun Gebilde, die durch die Schallschnelle, also die Bewegung der Luftteilchen, in Mitleidenschaft gezogen werden können und die infolgedessen ebenfalls in Schwingungen geraten, wenn sie in ein Schallfeld kommen? Als solche Organe kommen in der Tat die Haare, die mit Nervenendigungen versorgt sind, also die Sensilla trichodea, ferner unter bestimmten Bedingungen die Fühler in Frage. Sie werden von den an ihnen vorbeistreifenden schwingenden Luftteilchen mitgenommen und schwingen im Rhythmus des Schalles, sie ermöglichen also eine Schallwahrnehmung.

Man könnte zunächst geneigt sein, dieser Art der Schallwahrnehmung die Bezeichnung »Hören« abzusprechen. Etwa mit der Begründung, daß die Sensilla trichodea »normalerweise« durch Tastreize erregt werden, daß also der Luftschall keinen adaequaten Reiz für sie darstellt. Diese letzte Behauptung ist aber keineswegs bewiesen, sondern nur wegen ihrer »Plausibilität« allgemein verbreitet. Auch ist nicht einzusehen, warum man nur die Schallwahrnehmung durch Trommelfelle als Hören bezeichnen soll. Schall besteht stets aus einer Druck- und aus einer Schnellekomponente, und es wäre Willkür, wollte man einer von diesen

beiden einen Vorrang vor der anderen einräumen. Wenn Grillen außer mit den Trommelfellen auch mit den Haarsensillen den Stridulationsschall des ♂ wahrnehmen können, oder wenn Spinnen mit ihren Hörhaaren den Summtone eines Insekts normalerweise wahrnehmen und von anderen Reizqualitäten unterscheiden können, sind wir berechtigt, von einem Hören zu sprechen, auch wenn die Schallrezeptoren von ganz anderer Struktur sind, als wir es vom Menschen her kennen. Unter Hören verstehe ich die unmittelbare Wahrnehmung von Luftschatz, sei es mit Trommelfellen, sei es mit Haarsensillen oder mit Fühlern (s. dazu auch: AUTRUM 1936b).

Im Experiment ist es möglich, Druckschwankungen und Geschwindigkeit der Teilchen voneinander zu trennen. Man kann dann auf Grund des Versuches eine Entscheidung darüber treffen, ob Trommelfelle (oder ihnen ähnliche Gebilde) oder Haarsensillen (oder ihnen ähnliche Gebilde) die Reizempfänger sind.

Abb. 1. Darstellung der Verteilung von Schalldruck und Schallschnelle in einer stehenden Welle. Links: Verteilung der Minima und Maxima des Schalldruckes: zunehmende Dichte der Linien bezeichnet zunehmenden Schalldruck. Rechts: Die Länge der Pfeile bezeichnet die Größe der Schallschnelle.



Um Druck- und Geschwindigkeitskomponente des Schalles in ihrer Wirkung auf die Arthropoden getrennt zu untersuchen, habe ich stehende Wellen verwendet, die man erhält, wenn man eine Welle an einer Fläche reflektiert. Dann entsteht an der reflektierenden Wand ein Druckmaximum, wie ich oben bereits auseinandergesetzt habe. Entfernt man sich von der Wand, so nimmt der Schalldruck langsam ab, erreicht bei $1/4$ Wellenlänge Entfernung von der Wand ein Minimum und bei $1/2$ Wellenlänge wiederum ein Maximum (Abb. 1). Ganz anders verhält sich die Geschwindigkeit: Es leuchtet ein, daß unmittelbar an der Wand die Geschwindigkeit sehr gering sein muß, denn die Wand setzt ja der Bewegung einen großen Widerstand entgegen. Die Geschwindigkeit hat also an der Wand ein Minimum (Abb. 1), steigt dann an, erreicht bei $1/4$ Wellenlänge Entfernung ein Maximum und bei $1/2$ wiederum ein Minimum. In einer stehenden Welle herrscht also jeweils an der Stelle eines Druckmaximums zugleich ein Geschwindigkeitsminimum und an der Stelle eines Druckminimums zugleich ein Geschwindigkeitsmaximum (Abb. 1).

Um zu untersuchen, ob Arthropoden auf Schalldruck oder Schallschnelle reagieren, ist es nur notwendig, sie entweder in ein Druck- oder in ein Schnellemmaximum einer stehenden Welle zu bringen. Zu diesem Zweck ging ich in folgender Weise vor:

Den Schall erzeugte ich mit einem Lautsprecher, der von einem Röhrensummer gesteuert wurde und mir reine Töne beliebiger Frequenz und Intensität lieferte. Die stehenden Wellen wurden in einem Glasrohr erzeugt, das einen inneren Durchmesser von 15 bzw. 8 cm hatte. Am oberen Ende des Rohres befand sich der Lautsprecher, das untere Ende wurde mit einer Glasplatte abgeschlossen. Zwischen Holzplatte und Glaszyylinder lag ein Gummiring, der dafür sorgte, daß die Schwingungen der Holz-

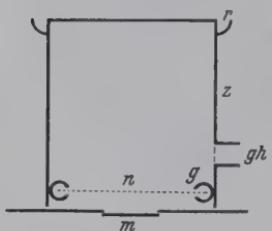


Abb. 2. Vornest für die Schallversuche an Ameisen. *g* aufgeschlitzter Gummischlauch; *gh* Verbindungsgang zum Hauptnest; *m* Membran des Kondensatormikrofons zur Messung der Schallintensität; *n* Drahtnetz; *r* Rinne; *z* Glaszyylinder.
(Nach AUTRUM 1936a).

platte nicht auf den Zylinder übertragen wurden. Um die Versuchstiere im Geschwindigkeitsmaximum zu untersuchen, muß man sie auf eine schalldurchlässige Unterlage bringen. Ich verwandte dazu ein Netz aus Bronzedraht, das ringsherum in einen aufgeschlitzten Gummischlauch gefaßt wurde und mit Hilfe dieses Schlauches auch an der Zylinderwand befestigt war. Dieses Drahtnetz hat den Vorteil, von dem Luftschall in keinem Fall — weder im Druck- noch im Schnellemmaximum — mitgenommen zu werden, wenn man es spannungsfrei, also möglichst locker montiert. Damit ist zugleich dem Einwand vorgebeugt, daß die beobachteten Reaktionen durch Schwingungen der Unterlage bedingt seien: Ich verwandte nämlich das Netz auch im Druckfeld, indem ich die Versuchstiere nicht auf den Boden des Zylinders selbst setzte, sondern dicht über diesem das Drahtnetz befestigte und auf ihm die Tiere untersuchte (Abb. 2).

Die ersten Versuche wurden an Ameisen durchgeführt. Während HUBER, FOREL, LUBBOCK, FIELDE und PARKER bezweifelten, daß die Ameisen hören können, nahmen OKEN, LANDOIS, WASMANN, BUTTEL-REEPEN, BAIER (1930) an, ein echtes Hörvermögen bei Ameisen nachgewiesen zu haben. Ich richtete den Ameisen (*Formica rufa*, *F. fusca*, *Lasius niger*, *L. fuliginous*, *Myrmica laevinodis*, *M. ruginodis*) den Glaszyylinder mit dem Drahtnetz als

Boden als Vornest ein, indem ich ihn durch ein seitlich angebrachtes Rohr mit dem Hauptnest verband.

Im Druckmaximum einer stehenden Welle reagieren Ameisen selbst bei den höchsten Schallintensitäten und bei beliebigen Frequenzen zwischen 50 und 10 000 Hertz nicht. Es wurden Intensitäten von 110 Phon und darüber verwendet. Befanden sich die Ameisen statt auf dem Drahtnetz auf der Grundplatte des Zylinders, so reagierten sie bereits bei weit geringeren Intensitäten: zuweilen sind schon bei 70 Phon deutliche Schreckbewegungen zu beobachten; der Grund für diese Erscheinung ist in dem Mitschwingen der Grundplatte zu suchen, die Reaktion ist also nicht auf Schall-, sondern auf Erschütterungsempfindlichkeit zurückzuführen.

Aus diesen Versuchen kann geschlossen werden, daß die Ameisen trommelfellähnliche Organe nicht besitzen, daß also etwa die Sensilla placodea für die Schallwahrnehmung nicht in Frage kommen.

Anders verhalten sich die Ameisen dagegen im Geschwindigkeitsfeld des Schalles: hier erhält man schon bei wesentlich geringeren Intensitäten (etwa bei 80 Phon) eine deutliche Schreckreaktion. Ich nehme an, daß es bei den Ameisen die Fühler sind, die von den schwingenden Luftteilchen mitgenommen werden und infolgedessen den Schalleindruck vermitteln. Man kann die maximale Amplitude der Luftteilchen berechnen. Sie beträgt bei 100 Phon etwa 2μ , bei 110 Phon $6,5 \mu$. Beobachtet man eine Ameise im Schnellefeld unter dem Mikroskop, so kann man sehen, wie die Fühler unter der Einwirkung des Schalles zu schwingen beginnen, während der Körper in Ruhe bleibt. Freilich muß man dafür sorgen, daß die Schallschnelle die Ameisen auch tatsächlich erreichen kann. Man muß die Tiere also auf dem Netz von der Seite her betrachten.

Aus diesen Beobachtungen lassen sich einige Folgerungen ziehen. Trifft Schall auf Tiere, die auf dem Boden oder an einer Hauswand oder dergleichen sitzen, von oben her, so befinden sich diese Tiere, wenn sie nicht zu groß sind, im Druckfeld des Schalles und können daher nur dann hören, wenn sie Trommelfellorgane besitzen. Man kann sagen, daß bei nicht zu großen Intensitäten, wie sie in der Natur vorkommen, das Schallfeld für Tiere ohne Trommelfelle in etwa $1/8$ Wellenlänge über der Unterlage aufhört. Das heißt, bei 200 Hertz in 20 cm, bei 800 Hertz in 5 cm, bei

4000 Hertz in 1 cm Höhe über dem Boden. Aus diesen Zahlen kann man zugleich erkennen, daß die Tiere, die auf Schallschnelle reagieren, bei hohen Frequenzen weit eher eine Reaktion zeigen werden als bei tiefen, vorausgesetzt, daß sie sich auf dem Boden befinden und der Schall vertikal oder schräg von oben einfällt. Befinden sich solche Tiere dagegen in genügender Höhe über dem Boden oder kommt der Schall horizontal zu ihnen, so können sie genau so hören wie Tiere mit Trommelfellen. Spinnen im Netz können also mit ihren Hörhaaren hören, Spinnen auf dem Boden dagegen unter Umständen nicht (AUTRUM 1936a). In fortschreitenden Wellen werden Tiere, die auf Schnelle reagieren, gegen tiefe Frequenzen empfindlicher sein als gegen hohe, da bei gleicher Schallintensität (Schallschnelle v) die Amplitude a der schwingenden Luftteilchen gegeben ist durch

$$a = \frac{v}{2\pi\nu}.$$

wo ν die Frequenz bezeichnet. Das bedeutet: Die Amplitude und damit die Ablenkung der Sensilla trichodea werden um so größer, je kleiner die Frequenz ist (bei konstanter Schnelle).

Es liegt nun nahe, mit diesen Methoden Insekten zu untersuchen, die außer Haarsensillen auch Trommelfelle besitzen. Ich verwandte *Liogryllus campestris*.

Der einwandfreie Nachweis, daß Grillen sowohl mit Trommelfellen wie mit Haarsensillen hören können, stößt auf experimentelle Schwierigkeiten: 1. Bei der Größe der Tiere und den verwandten Frequenzen ist es nicht möglich, Schallschnelle und Schalldruck räumlich vollständig zu trennen; so erreicht im Druckgebiet die Schnelle noch Werte, die nicht vernachlässigt werden können. Das Netz, auf dem die Tiere sich befinden, muß in einer gewissen Entfernung über dem Druckmaximum (Boden des Zylinders) befestigt werden. Zu dieser Entfernung kommt die Größe der Tiere hinzu. Bei höheren Frequenzen verschlechtert sich dadurch zunehmend die Reinheit der Bedingungen. 2. Der Bestimmung der Schallintensitäten, auf die intakte Tiere noch reagieren, haftete eine große Unsicherheit an: Insekten gewöhnen sich schnell an akustische Reize, so daß sie bei Wiederholung der Versuche zunehmend unempfindlicher werden.

Eine genaue Bestimmung der Schwellenintensitäten ist nur durch Messung von Aktionsströmen durchführbar, wie sie WEVER

(1935) beschrieben hat¹). Die von mir angewandte Methodik hat den Wert einer ersten Orientierung und den Vorzug, daß die Tiere unter biologisch möglichst einwandfreien Bedingungen untersucht werden.

Die Versuche ergaben folgendes Bild:

Bei einer Frequenz von 240 Hertz reagierten Feldgrillen mit und ohne Trommelfelle (*A*) in der Nähe des Druckmaximums — s. oben — bei 80 Phon, (*B*) im Schnellemmaximum bei 67 Phon.

Betrachtet man zunächst die Tiere ohne Trommelfelle, so ist deutlich, daß mit zunehmender Schnelle (Annäherung an das Schnellemmaximum) die Lautstärke des Schwellenreizes abnimmt; dabei bleibt die Schnelle, die den Schwellenreiz darstellt, konstant. Sie beträgt bei 80 Phon 0,018 cm/sec, bei 67 Phon (Versuch *B*) 0,024 cm/sec. Dieser Unterschied liegt in den Fehlergrenzen des Versuches. (Bei der Berechnung ist vorausgesetzt, daß die Schallschnelle in einer stehenden Welle in erster Annäherung als Sinusfunktion des Ortes angenommen werden darf.) Die Tiere ohne Trommelfelle sind also durch die Schallschnelle gereizt worden. Aus der Tatsache, daß die Exstirpation der Trommelfelle bei den in der Nähe des Druckmaximum untersuchten Tieren (Versuch *A*) keinen Einfluß auf die Lage der Reizschwelle hat, folgt, daß die Reizschwelle der Trommelfelle noch nicht erreicht ist, während die Haarsensillen bereits gereizt werden. Die Trommelfelle sind also zu unempfindlich. Aus physikalischen Gründen ist anzunehmen, daß die Trommelfelle bei steigenden Frequenzen zunächst empfindlicher werden. Leider ist dann eine Trennung von Schnelle und Druck noch weniger möglich als bei tiefen Frequenzen. Je höher die Frequenz der Töne ist, mit denen gearbeitet wird, um so bedeutender werden die Abweichungen des Beobachtungs-ortes von der genauen Lage des Geschwindigkeitsmaximum. Daher beantworten Grillen im scheinbaren Druckfeld Töne von mehr als 1200 bis 1600 Hertz bei genügender Intensität auch nach Entfernung der Trommelfelle positiv, da dann die Geschwindigkeitskomponente bereits beträchtliche Werte annimmt. Im Gegensatz zu kleinen Arthropoden nehmen große also Schall dieser Frequenzen in jeder Lage wahr.

¹ Diese Versuche konnten bisher aus technischen Gründen nicht in Angriff genommen werden. Durch das Entgegenkommen des Instituts für Schwingungsforschung, Berlin, sind mir die erforderlichen Apparate jetzt zur Verfügung gestellt worden.

Es entsteht die interessante Frage, ob die Sensilla trichodea oder die Tympanalorgane die empfindlicheren Organe sind? Um diese Frage beantworten zu können, muß man statt stehender Wellen fortschreitende betrachten. In ihnen gilt an jeder Stelle

$$\frac{\text{Druck}}{\text{Geschwindigkeit}} = 41,5.$$

Die Schwelle der Tympanalorgane liegt, wie oben angegeben (Versuch A), bei 240 Hertz höher als 80 Phon bzw. $4,4 \text{ dyn/cm}^2$, was einer Geschwindigkeit von $\frac{4,4}{41,5} = 0,106 \text{ cm/sec}$ entspricht. Das heißt, die Sensilla trichodea sind empfindlicher als die Tympanalorgane; denn wir haben oben gesehen, daß die Schwelle für die Reizung der Sensillen bereits bei $0,024 \text{ cm/sec}$ liegt!

Aus physikalischen Gründen ist anzunehmen, daß das jedoch nur für die tiefen Frequenzen gilt (in den vorangehend geschilderten Versuchen ist stets eine Frequenz von 240 Hertz zugrunde gelegt), daß dagegen bei höheren Frequenzen die Tympanalorgane empfindlicher sind. Dafür spricht: 1. die Kleinheit der Tympanalorgane und ihre wahrscheinlich hohe Spannung (daher hohe Eigenfrequenz), 2. die Tatsache, daß mit zunehmender Frequenz die Amplitude der schwingenden Luftteilchen kleiner wird, die Haarsensillen also unempfindlicher werden.

Es ergibt sich also die interessante Tatsache, daß die Tympanalorgane in der Hinsicht den Haarsensillen als Hörorgane überlegen sind, daß sie eine Schallwahrnehmung auch unter Bedingungen ermöglichen, unter denen die Haarsensillen versagen (auf dem Boden, in engen Spalten usw.), daß die Haarsensillen den Tympanalorganen aber durch ihre größere Empfindlichkeit bei tiefen Frequenzen überlegen sind, bei denen eine Schallwahrnehmung mit Tympanalorganen infolge deren Kleinheit unmöglich ist.

Literatur:

AUTRUM, H., Über das Hören und die Schallwahrnehmung bei Arthropoden I. in: Z. vergl. Physiol. **23** 1936 (a) 433-472. — Ders., Das Stridulieren und das Hören der Ameisen, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin 9. VI. 1936 (b). — WEVER, E. G., A study of hearing in the sulphur-winged grasshopper (*Arphia sulphurea*), in: J. exper. Psychol. **20** (1935) 17-20.

14. Herr Dr. THEODOR A. WOHLFAHRT (München):

Ein neuer Versuch über das Tonunterscheidungsvermögen der Fische.

In seiner grundlegenden Arbeit »Untersuchungen über den Gehörsinn der Fische« fand STETTER¹ eine kleine Terz als das geringste von einer Elritze noch unterschiedene Intervall bei einem besonders begabten Tier, während im allgemeinen auch nach sehr langer Dressur nur die Unterscheidung von zwei Tönen im Abstand von einer Oktave möglich war. Die Töne wurden dem Fisch nie unmittelbar nacheinander geboten, sondern in meist längeren Pausen, dabei ergab sich ein feines Gefühl für die absolute Tonhöhe, eine Sinnesleistung, die man von Säugetieren längst kennt. Das Auseinanderhalten zweier Töne wurde dadurch erreicht, daß auf ein sehr großes Intervall dressiert und durch Annäherung der Töne aneinander die Grenze des Unterscheidungsvermögens festgestellt wurde.

Betrachtet man das absolute Tongehör als solches, so stellt es eine ungeheuer hohe Leistung dar, wenn auch vom menschlichen Standpunkt aus leicht eine Überwertung eintritt, denn es ist uns wohl infolge der höheren geistigen Entwicklung zum großen Teil wieder verloren gegangen. Man tut vielleicht gut, es nicht als vorhandene Fähigkeit von vornherein anzunehmen, sondern als fortgeschrittene Entwicklung eines von einfachen Stufen ausgehenden Hörvermögens. Wie soll man sich nun diesen einfacheren Gehörsinn vorstellen? Dafür ist eine vergleichsweise Betrachtung einer Entwicklungsstufe des Gesichtssinnes aufschlußreich. Wir wissen, daß selbst geringfügige Bewegungen sehr sicher schon von Tieren wahrgenommen werden, für die das Formensehen noch keine wesentliche Rolle spielt. Dieses Bewegungssehen ist völlig relativ und unabhängig von der Gestalt des Gegenstandes, der sich bewegt. Es ist eben die Ortsveränderung schlechthin, die wahrgenommen wird, der Übergang der Lichtstrahlen von einer Sinneszellgruppe auf eine andere, die getrennt innerviert ist. Der geringste eben wahrgenommene Ortswechsel stellt die Grenze des Unterscheidungsvermögens dar, unterhalb welcher dann verwechselt wird.

¹ STETTER, H., Untersuchungen über den Gehörsinn der Fische, besonders von *Phoxinus laevis* L. und *Amiurus nebulosus* Raf., Z. vergl. Physiol. 9 (1929) 339-477.

Es ist nun die Frage, ob man nicht auch das Tonunterscheidungsvermögen unter Anwendung einer entsprechenden Versuchs-anordnung noch genauer prüfen kann, indem man dem Versuchstier an Stelle des an sich unbewegten und absolut wirkenden Reizes einen bewegten relativen Reiz bietet. Bei dieser Bewegung handelt es sich allerdings nicht um eine Veränderung in dem üblichen optischen Sinn, sondern um einen Wechsel der Tonhöhe, also um eine Änderung der Frequenz. Den Versuchen ging folgende Überlegung voraus: Wenn es gelingt, einen auf einen gehaltenen Ton dressierten Fisch auf eine rasche Folge von Tönen gegenzudressieren, bei welcher der Futterton mit einem beliebigen anderen Ton andauernd wechselt, so empfindet er die Folge der beiden Töne als etwas anderes, als den einen Ton allein und hat somit den anderen Ton als etwas Verschiedenes wahrgenommen, denn sonst könnte er die Veränderung überhaupt nicht erkannt haben. Bedingung ist, daß diese nicht zu schnell ausgeführt wird, damit kein einheitlicher Klang entsteht, daß dagegen umgekehrt der Wechsel von einem Ton zum anderen doch so schnell vor sich geht, daß er noch sicher wahrgenommen wird. Da es möglich war, daß mit dieser Methode erheblich kleinere Intervalle unterschieden werden konnten, wurde nach Andressur des Futtertones bei einer in Urethanmarkose geblendetem Elritze (*Phoxinus laevis* L.) mit der Gegendressur einer großen Terz, bei einer anderen mit einem Ganzton als Warnsignal begonnen. Im ersten Fall wurden die Töne mit einer Stimmpfeife erzeugt, als Futterton wurde g^1 , als Bestandteil des Warnsignals h^1 geboten, im anderen Fall wurden sie auf einer Blockflöte angeblasen und g^2 und a^2 verwendet. Der Futterton wurde jeweils recht lange ausgehalten, während der Warnton in kurzem Wechsel mit dem Futterton als langsamer Triller geboten wurde. Dieser Triller wird in der Folge als »Warnton« bezeichnet.

Während in der ersten Zeit mit dem auf die Terz gegen-dressierten Fisch keine rechten Erfolge erzielt wurden, hatte sich bei dem anderen die Gegendressur auf den Ganzton schon nach 4 Tagen mit zusammen 52 Dressuren so gefestigt, daß er in den beiden folgenden von 20 Versuchen nur einen falsch machte. Dieses überraschend schnelle und sichere Ergebnis ließ Zweifel aufkommen, ob der Fisch nicht unfreiwillig auf etwas anderes dressiert sei. Da stets mit der größten Vorsicht gearbeitet wurde, konnte ein Fehler nur in der Methode selbst liegen. Es bestand die Möglichkeit, daß der Fisch auf die rhythmischen Unterbre-

chungen beim Umschlagen des Tones im Triller und nicht auf den Unterschied der beiden Töne dressiert war. Da der Warntriller gebunden ausgeführt wurde, sollte auch der Futterton nicht vollkommen abgebrochen werden, so wurde er schwebend im selben Rhythmus wie der Warnton versucht, aber auch darauf entschied sich der Fisch klar und eindeutig und machte in 38 Versuchen nur 4 Fehler, einen beim Futter- und 3 beim Warnton. Die Versuche mit dem Ganzton waren also, wenn auch mit einem Vorbehalt, positiv ausgefallen, somit schien die Terzunterscheidung weniger wichtig, dagegen wurde die Frage angeregt, ob sich ein Fisch auf Rhythmus dressieren läßt. Deswegen wurde der »Terz«-Fisch auf den selben Ton (g¹) gehalten als Futter- und unterbrochen als Warnton umdressiert.

Eine Beobachtung spricht dafür, daß tatsächlich weniger die Tondifferenz als die Unterbrechung bei der Dressur maßgebend war. Als nach 4 richtig beantworteten Dressurfütterungen zum ersten Male derselbe Ton im Rhythmus des Warnsignals geblasen wurde, reagierte der Fisch spontan mit wilder Flucht. Also hat die Unterbrechung des Tones allein genügt, um die Fluchtreaktion auszulösen, wobei zu bemerken ist, daß aus technischen Gründen hier auch der Triller zuvor nicht gebunden worden war. Vom nächsten Warnton ab verwechselte der Fisch aber alles gründlich, und es gelang erst nach 11 Dressurtagen mit rund 100 Dressuren, die ersten Anzeichen eines erneuten Lernerfolges festzustellen. Dann lernte er schnell den gehaltenen Ton von dem unterbrochenen unterscheiden und machte nach einem weiteren Dressurtag in 7 Tagen von 124 Versuchen nur noch 8 Fehler. Im einzelnen ist das Ergebnis für den Futterton 49 positive und 2 negative, für den Warnton 57 positive und 6 negative Reaktionen, wobei sich die bekannte Erfahrung bestätigt, daß der Futterton assoziativ stärker ist.

Ein Fisch hat demnach ein bestimmtes Gefühl für Takt. Da Untersuchungen in dieser Richtung meines Wissens noch selten angestellt worden sind, schien es aufschlußreich zu erfahren, wie sich der Fisch verhält, wenn auch der Futterton rhythmisch verändert wird. Er wurde in der Länge von 4, dann in der Länge von 3 Einzeltönen des Warnsignals gegeben, und jedesmal konnte es der Fisch ohne erneute Andressur unterscheiden, erst bei dem Verhältnis 2 : 1 mußte ich, um weitere positive Reaktionen zu erhalten, den Warnton in kurzem Staccato geben, dann waren auch hier von 32 Versuchen 28 positiv. Das änderte

sich sofort, wenn auch der Futterton in Staccato gegeben wurde, es trat große Unsicherheit ein. Nach den bisher gemachten Beobachtungen scheint der Fisch hauptsächlich ein Gefühl für die Länge der Töne zu haben, während er die Länge der Pausen weniger leicht im Gedächtnis behält, doch sind die Versuche in dieser Richtung noch nicht abgeschlossen.

Um die Bedingungen für die Ganztondressur der anderen Elritze endgültig einwandfrei zu gestalten, wurden, schon ehe die eben angeführten Ergebnisse klar waren, der Futter- und Warnton in gleichmäßigem Staccato angeblasen. Nun verwechselte der Fisch alles, sogar der Futterton begann seine Anziehungskraft zu verlieren. Nach 10 Tagen erneuter Andressur zeigte sich wieder ein Lernerfolg, der sich schnell festigte und nach 11 Tagen vom Übergang zum Staccato an gerechnet mit insgesamt 129 Dressuren ein befriedigendes Resultat ergab: Der Fisch machte in 4 Tagen von 97 Versuchen 85 richtig und 12 falsch, davon entfallen auf den Futterton 46 + und 4 —, auf den Warnton 39 + und 8 —. Auch hier ist der Futterton assoziativ stärker, was sich besonders im Verhalten während der Versuche ausprägt.

Wie reagiert nun der Fisch auf den oberen Trillerton allein, der ihm ja nur von dem Warnsignal her bekannt ist? Wenn er sich trotz seines feinen Gefühles für die absolute Tonhöhe hier nur nach den relativen Tonbeziehungen gerichtet hat, so müßte er ihn mit Futterreaktion beantworten, und das tut er tatsächlich. An drei Tagen wurde zwischen dem normalen Futter- und Warnton regellos 17mal der obere Ton des Trillers allein angeblasen und sein Einfluß auf die jeweils folgenden Versuche untersucht. Der Fisch reagierte spontan mit Suchen, obgleich er nur ein einziges Mal dabei gefüttert worden war. Ein schädigender Einfluß war nicht zu bemerken, selbst als Belohnung erfolgte, wurde der nächste Warnton einwandfrei positiv beantwortet.

Nach v. FRISCH und STETTER² bleibt im Fischohr das Tonunterscheidungsvermögen von derselben Größenordnung wie in der Haut, erst die Basilarmembran soll gegenüber dem Vibrationsempfinden eine feinere Tonanalyse ermöglichen. Die Unterscheidung eines Ganztonschrittes durch ein Labyrinth ohne Basilarmembran ist an sich ganz erstaunlich, aber dennoch nicht so fernliegend, da auch der Ganzton noch in den Grenzen dessen bleibt,

² FRISCH, K. v. u. STETTER, H., Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze, Z. vergl. Physiol. 17 (1932) 686-801.

was der Vibrationssinn der Haut z. B. beim Menschen zu leisten vermag, er ist imstande, noch 10–35 % Frequenzunterschied zu fühlen, während der Unterschied der verwendeten Töne immerhin noch 12 % beträgt. Ob das Fischohr gegenüber dem Hauptsinn tatsächlich eine Verfeinerung des Tonunterscheidungsvermögens aufweist, hängt von der Frage ab, ob es gelingt, den Fisch auch noch zur Differenzierung eines halben Tones zu bringen. Nach einem Tag Pause wurden Versuche in dieser Richtung unternommen. Da sich auf meiner Blockflöte mit einer Hand von g^2 aus kein Halbtönschritt greifen läßt, wurde dem Fisch h^2 als neuer Futterton geboten, den er spontan positiv beantwortete. Nach 7 Dressuren hatte er das Warnsignal h^2c^3 ebenfalls erfaßt und brachte in den 7 folgenden Tagen ohne weitere Andressur von 141 Versuchen 113 positive Ergebnisse. Da der Futterton assoziativ stärker ist, wird sich bei zunehmender Erschwerung der Aufgabe die Hauptmenge der Fehler nach der Warntonseite hin verschieben. Das Einzelergebnis ist: 52 positive und 26 negative Reaktionen beim Warnton gegen 61 positive und nur 2 negative beim Futterton. Die größere Unsicherheit beim Warnsignal geht auch schön aus der Bewertung der einzelnen Reaktionen hervor. Wenn + ganz richtig, +' nicht so sehr schön, +'' nur relativ richtig und — falsch bedeutet, zerlegt sich das Ergebnis in 51 +, 8 +', 3 +'' und 2 — für den Futter- und 28 +, 13 +', 11 +'' und 26 — für den Warnton. Immerhin dürfte damit gezeigt sein, daß eine Elritze auch einen Halbtönschritt bei geeigneter Versuchsanordnung noch recht deutlich unterscheiden kann, was einer Frequenzdifferenz von 5,97, also rund 6 % entspricht. Der Einwand, daß die Flötentöne unter sich nicht gleichwertig waren, wird dadurch entkräftet, daß die Dressur auch mit physikalisch reinen Edelmannpfeifen gelingt. Eine erneute unfreiwillige Rhythmusdressur wurde durch ständiges Ändern des Zeitmaßes verhindert.

Die Grenze der Tonunterscheidung scheint bei diesem Tier ungefähr $\frac{1}{3}$ Ton zu sein, denn die mit einem Viertelton-Warnsignal weitergeführten Versuche sind bis jetzt ohne Erfolg verlaufen. Wohl hatte man den Eindruck, daß mitunter ein Warnton als etwas anderes erkannt wurde, doch setzt sich nach einigem Zögern fast immer die Futterreaktion durch.

Nach den beschriebenen Versuchen hat es den Anschein, als ob das Labyrinth der Elritze in der Tonunterscheidung mehr leistet, als der Tastsinn der Haut, was um so eigentümlicher ist,

da ihm ja eine Basilarmembran als Analysator vollständig fehlt. Daß die verwendeten Töne sicher mit dem Labyrinth wahrgenommen worden sind, geht aus den Untersuchungen von v. FRISCH und STETTER über den Sitz des Gehörsinnes hervor, da Elritzen diesen hohen Tonbereich nicht mehr mit der Haut fühlen können. Ebendort wurde auch mit Hilfe der Differenzdressur auf gehaltene Töne festgestellt, daß Elritzen im tiefen Tonbereich gerade noch zwei Töne vom Abstand einer Oktave (= 100 % Frequenzunterschied) auseinanderhalten, während sie nach den berichteten Ergebnissen mit dem Ohr noch um 6 % recht gut unterscheiden. Es könnte nun immerhin sein, daß sich auch das Vibrationsgefühl der Fische als empfindlicher erweist, wenn man es mit der hier dargestellten Methode prüft, so daß vielleicht doch das Tonunterscheidungsvermögen des Labyrinthes ohne Basilarmembran im Bereich der Leistungen des Tastsinnes bliebe, wie es v. FRISCH und STETTER als wahrscheinlich angenommen haben. Ebenso wird noch festzustellen sein, wie sich das Unterscheidungsvermögen in verschiedenen Tonhöhen verhält, da wir wissen, daß Frequenzunterschiede in der mittleren Lage vom Menschen weit besser erkannt werden. Für die relative Tonunterscheidung ist ferner wichtig, in welchem Bereich sich die Tonanalyse ohne erneute Andressur bewährt. Untersuchungen in dieser Richtung sind teils im Gange, teils für die nächste Zeit vorgesehen und dürften eine weitergehende Klärung ermöglichen.

15. Frl. Dr. RUTH BEUTLER (München):

Über den Blutzucker der Bienen.

Wenn ein höheres Tier eine starke körperliche Arbeit leistet, verbraucht es Energie. Es gewinnt sie aus dem Kohlenhydrat, besonders aus dem Glykogen, der Muskeln. Unter normalen Verhältnissen sinkt der Gehalt der Muskeln an Glykogen während der Arbeit nie völlig ab, sondern wird aus dem Blutzucker ersetzt, der bei dem Menschen zu etwa 0,1 % vorhanden ist. Auch der Blutzuckergehalt vermindert sich während starker körperlicher Arbeit nicht, sondern er wird unter der Kontrolle des Nervensystems mit Hilfe der Hormone Insulin und Adrenalin aus den Kohlenhydratspeichern, besonders aus der Leber ergänzt. Sind diese Speicher erschöpft, so bildet die Leber aus Fett oder aus

Eiweiß neues Kohlenhydrat; versagt einer der regulierenden Mechanismen, so verrät sich das sofort an Schwankungen in der Höhe des Blutzuckerspiegels.

Über ähnliche Verhältnisse bei wirbellosen Tieren wissen wir wenig. Ihre Muskelleistungen sind aber in der Zeiteinheit zum Teil größer als die der lebhaftesten Wirbeltiere. Man muß deshalb bei solchen entweder sehr große Kohlenhydratdepots in den Muskeln oder einen gut geregelten Kohlenhydratnachschub erwarten. Eine Biene fliegt z. B. in 15 Minuten 4,2 km weit. Das würde einer Stundenleistung von 18 km entsprechen. Sie führt während dieser Zeit etwa 180 000 Flügelschläge aus, das entspricht ebenso vielen Kontraktionen ihres Brustmuskels. Sie trägt während dieser Zeit nicht nur das Gewicht ihres Körpers von etwa 75 mg, sondern dazu noch eine Last von 10–80 mg frei durch die Luft. Ihr Energieverbrauch in der Zeiteinheit wird ein großer sein; wir wissen nichts, woher sie ihre Energie bezieht. Sie verfügt über keine Leber, die Glykogen in größerem Maßstab speichert, oder neues Kohlenhydrat aus Eiweiß oder Fett bilden kann. Die Flugbiene hat auch keine größeren Fett- oder Glykogendepots in ihrem Körper, denn der Fettkörper wird vor Beginn der Flugtätigkeit bis auf schwache Reste rückgebildet. Der Gesamtkohlenhydratgehalt einer auf Nektartracht ausfliegenden Biene beträgt nur wenige mg; sie hat auch weder Pancreas noch Nebenniere, deren Hormone den Zuckernachschub regeln könnten.

Ich habe versucht, den Zuckerstoffwechsel der Biene zu studieren, indem ich ihren Blutzuckergehalt unter den verschiedensten Bedingungen prüfte. Ich habe die Versuche in den letzten vier Sommern an den Bienen der Versuchsvölker des Zoologischen Institutes in München ausgeführt.

Zuerst habe ich versucht festzustellen, wieviel Zucker eine normal ernährte Arbeitsbiene, also eine solche, die eben dem Stock entnommen ist, im Blut hat. Ich entnahm das Blut mit Hilfe einer ziemlich langen Glaskapillare aus dem Rückensinus der Biene, die ich mit der linken Hand zwischen Daumen und Zeigefinger hielt. Das farblose Blut steigt von selbst in der Kapillare hoch. Die Kapillare wurde vor und nach der Füllung gewogen. Das Blut wurde nach HAGEDORN-JENSEN analysiert. In den meisten Versuchen habe ich das Blut einer einzelnen Biene untersucht, aber stets 5 Bienen nebeneinander. Fast alle Analysen sind Doppelanalysen.

Ich fand in diesen Versuchen zweierlei. Erstens ist der Gehalt an Zucker im Bienenblut sehr hoch, viel höher als bei allen anderen bisher untersuchten Tieren, er betrug im Mittel aus über 300 Analysen etwa 2 %. Zweitens ist der Gehalt an Zucker bei der Biene sehr schwankend, das drückt sich in der Tatsache aus, daß ich Bienen fand, die 0 % und andere, die mehr als 4 % Zucker im Blute hatten. Daß die reduzierende Substanz wirklich Zucker ist, ließ sich durch Vergärung des Blutes mit Hefe nach EGE leicht zeigen, die reduzierende Substanz war nach der Vergärung verschwunden.

Die großen Schwankungen schienen zuerst darauf hin zu deuten, daß der Zuckerstoffwechsel der Bienen schlecht reguliert ist. Es hat sich aber später gezeigt, daß die Höhe des Blutzuckerspiegels gut auf den jeweiligen physiologischen Zustand der Biene abgestimmt ist. Ich habe in den weiteren Versuchen geprüft, inwieweit äußere Einflüsse, z. B. Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Nahrungsangebot die Höhe des Blutzuckerspiegels beeinflussen. Unter biologischen Verhältnissen, d. h. bei 20° und bei 34° C und bei ununterbrochener Möglichkeit zur Nahrungsaufnahme halten die Bienen ihren Blutzucker ziemlich konstant. Es war ein geringer Anstieg im Trockenen und Warmen und ein geringer Abfall im Kühlen und Feuchten festzustellen. Nur wenn man die Temperatur stark senkt, auf 8–10° C, zeigte sich eine starke Senkung des Blutzuckerwertes. Die beobachteten Schwankungen sind Temperatureinflüssen zuzuschreiben, da bei konstanter Temperatur aber schwankender Luftfeuchtigkeit solche nicht auftraten. Die Temperaturerhöhung bewirkt eine gesteigerte Aktivität der Bienen, die sich auch am erhöhten Futterverbrauch feststellen läßt. Die Kälte läßt die Tiere erstarren, ihren Nahrungsbedarf sinken.

Gleichzeitig mit den Bienen, die durch einen kleinen pneumatischen Futterapparat im Versuchskästchen dauernd mit Zuckerwasser versorgt waren, prüfte ich solche, die unter sonst gleichen Verhältnissen keine Nahrung erhielten, also auf die Reserven ihres Körpers angewiesen waren. Sie waren nach 24 Stunden bei 34° alle tot, bei 20° zum Teil tot, die Überlebenden hatten fast allen Blutzucker eingebüßt, bei 8° überleben im Winter alle Bienen bei stark verminderter Blutzuckergehalt. Aus diesen Versuchen ist nur zu schließen, daß die hungernde Biene ihren Blutzuckerspiegel nicht 24 Stunden lang konstant halten kann. Ob sie zu seiner Regelung über kürzere Zeitabschnitte fähig ist,

mußte sich in Versuchen zeigen, bei denen in kürzeren Zeitabständen Blutproben entnommen wurden.

Zu diesen Versuchen kamen die Bienen in einen Thermostaten bei 25° C ohne Nahrung. Alle 4 Stunden wurde das Blut von 5 hungernden Bienen analysiert. Es ergab sich aus drei Serien mit gleichalten Bienen eine Kurve, die zeigt, daß der Blutzuckerspiegel relativ rasch sinkt. Es ändert sich während des Versuches wieder die Lebhaftigkeit der Bienen, die sich anfangs stark bewegen, später immer ruhiger, ja fast bewegungslos werden, zum Schluß weder fliegen noch stechen können. Längerem Hungern vermag also die Biene nicht zu widerstehen, doch kommt dies unter natürlichen Bedingungen auch nicht vor; denn nicht einmal 24 Stunden lang ist eine Biene von dem Stock und den dort gespeicherten Kohlenhydratvorräten entfernt; einen Regulationsmechanismus, der über das biologisch Notwendige hinausgeht, kann man aber nicht erwarten. Die Belastung des Körpers mit großen Nahrungsvorräten würde für ein fliegendes Tier kaum einen Vorteil darstellen.

Außer den bisher geschilderten Faktoren habe ich den Einfluß des Alters der Bienen auf die Höhe des Blutzuckerspiegels untersucht. Im Brutschrank ließ ich Bienen schlüpfen und gab sie gezeichnet in den Stock zurück. Von dort wurden sie nach 2, 7, 14, 21, 28 und 35 Tagen geholt und sofort an Ort und Stelle wurde das Blut entnommen. Es ergab sich eine deutliche Abhängigkeit des Blutzuckergehaltes vom Alter der Bienen. Die Frischgeschlüpften haben sehr wenig Zucker im Blut, die über zwei Tage alten haben bereits hohe Werte wie die älteren Tiere. Vergleicht man das Benehmen der Tiere miteinander, so fällt sofort wieder ein großer Unterschied auf: die alten Bienen mit hohem Blutzuckergehalt sind viel lebhafter als die Frischgeschlüpften, die weder fliegen noch stechen, also wie die Hungertiere ihre Muskeln nicht recht brauchen können.

Damit war bei allen bisher geschilderten Versuchen festgestellt, daß hohe Aktivität und hoher Blutzuckergehalt Hand in Hand gehen, und es drängte sich mir der Gedanke auf, daß der hohe Blutzuckergehalt der Biene in Beziehung steht, zu ihrer außergewöhnlichen Lebhaftigkeit und besonders zu ihrer starken Muskelleistung beim Fliegen. Ich habe deshalb in den nächsten Versuchen geprüft, wie sich die arbeitende Biene in bezug auf die Höhe ihres Blutzuckerspiegels verhält.

Ich habe Bienen auf Tracht weggefangen, und zwar solche, die Nektar sammelten, und solche, die Pollen höselten. Diesen habe ich an Ort und Stelle Blut abgezapft, und dieses untersucht. Die Blutzuckerkonzentration solcher Bienen war hoch und lag über dem Mittel für die Bienen aus dem Stock. Auch solche Bienen, die zu meinem Versuchstisch kamen und dort Zuckerauswasser sammelten, hatten viel Zucker im Blut. Aus diesen Versuchen ergab sich, daß der zum Fliegen erforderliche Gehalt an Blutzucker bei der arbeitenden Biene außerhalb des Stockes erhalten bleibt. Wenn aber die Leistung wirklich abhängig von diesem hohen Blutzuckergehalt ist, dann müßte er so lange erhalten bleiben, als sie zur Leistung fähig ist, und die Leistungsfähigkeit müßte in dem Augenblick aufhören, als der Blutzuckerspiegel absank.

Schon die Hungerversuche und die Lebensalterversuche hatten Hinweise darauf gegeben, daß die Verhältnisse wirklich so liegen. Eine eben schlüpfende Biene mit 0,24% Blutzucker kann nicht auffliegen, eine einen Tag alte mit 1,5% Blutzucker ist bereits fähig aufzufliegen. Die hungernden Tiere verloren mit sinkendem Blutzuckergehalt etwa bei 0,6-1% ihre Flugtüchtigkeit.

Ich stellte weitere Versuche im Freien an. Bienen, die am Futterplatz verkehrten, wurden weggefangen. Sie kamen einzeln in ein großes Glasaquarium, dessen offene Seite mit feinem Baumwollstoff bespannt war. In diesem Flugaquarium flogen die Bienen ohne jede Behinderung, ohne Sauerstoffmangel, Kohlensäure oder Wasserdampfstaung. Der Blutzuckergehalt der anfliegenden Bienen war mir bekannt, er betrug im Mittel 2,6%. Die frisch ins Aquarium eingesetzten Bienen flogen meist sofort spontan auf und bemühten sich, in der Richtung ihres Stockes abzufliegen. Dann flogen sie meist unermüdlich, an der dem Stock zugewandten Seite. In der Regel waren sie nach etwa einer Viertelstunde müde, d. h. sie setzten sich länger auf den Boden, flogen wieder, putzten sich, ließen sich aber wieder aufscheuchen oder flogen nach einiger Zeit von selbst wieder auf. Nach etwa 25 Minuten sind sie erschöpft, sie können nicht mehr hochfliegen, auch wenn man sie aufscheucht nicht. Allenfalls jagen sie, heftig mit den Flügeln schlagend, dicht über dem Boden hin, wie ein Flugzeug, dessen Propeller noch nicht die volle Tourenzahl hat. In diesem Zustand gleichen sie völlig den Hungerbienen, deren Blutzucker auf etwa 0,2% abgesunken ist. Prüft man in diesem

Zustand den Blutzuckergehalt der erschöpften Flugbienen, dann findet man ihn abgesunken auf fast 0,0%. Das scheint wieder einen unvollkommenen Regulationsmechanismus zu beweisen. Aber diese Versuche sind ebenso unbiologisch wie jene, in denen ich die Bienen 24 Stunden ohne Nahrung ließ. Eine Nektarsammlerin, die an einem etwa 10 m von ihrem Stock entfernten Futterplatz anfliegt, und die ich wegfange, ehe sie Zuckerwasser aufnimmt, kommt biologisch nie in die Lage, eine halbe Stunde unermüdlich zu fliegen. Ich sagte anfangs, daß eine Biene in 15 Minuten etwa 4,2 km weit fliegt. 5 km beträgt das normale Flugbereich der Trachtbiene, es werden ihr viel mehr als 15 Minuten also kaum zugemutet, ehe sie neue Nahrung aufnimmt. Diese aber ist entscheidend dafür, ob sie dann weiter fliegen kann oder nicht. Denn, läßt man eine anfliegende Biene, bevor man sie ins Flugaquarium bringt, erst Zuckerwasser trinken, dann ist der Moment der Ermüdung wie der Erschöpfung weit hinausgeschoben, um so weiter, je mehr und je konzentrierteres Zuckerwasser sie trank. Sie fliegt nach der Nahrungsaufnahme 1-2, ja 4 Stunden lang. Untersucht man in dem Augenblick, da eine gleichzeitig weggefangene Biene, die ihren Honigmagen nicht füllen konnte, erschöpft ist, und einen abgesunkenen Blutzuckerwert zeigt, die jetzt noch absolut flugtüchtige Gefütterte, so hat diese einen normalen Zuckergehalt im Blut. Sie zeigt besser wie die Biene im Hungerversuch, daß eine Regelung des Blutzuckerspiegels über kürzere Zeitabschnitte bei gefüllter Honigblase möglich ist. Gleichzeitig zeigt sie, welches Organ des Bienenkörpers den Speicher für die Kohlenhydratreserven, die im Flug verbraucht werden, darstellt. Es ist der Honigmagen, der, wie die Leber der höheren Tiere, Zucker speichert und bei Bedarf zur Verfügung stellt. Es ließ sich zeigen, daß er entleert ist, wenn die Biene erschöpft ist, daß er noch Zucker enthält, solange die Biene fliegt. Man könnte einwenden, daß aus ihm andere Kohlenhydratspeicher im Körper der Biene angelegt werden, und daß die Biene doch nicht an Kohlenhydratmangel, sondern an der Anhäufung von Stoffwechselprodukten, etwa Milchsäure, im Körper ermüdet. Aber wenn man den Gesamtkohlenhydratgehalt einer erschöpften Biene bestimmt, findet man diesen abgesunken auf einen bestimmten niederen Wert, der dem einer verhungernden schon seit Stunden flugunfähigen ähnlich ist, und der in der Regel unabhängig davon ist, wieviel Zucker die Biene vor dem Fliegen aufnahm.

Daraus ergibt sich der Schluß, daß die Flugfähigkeit der Biene abhängt von der Menge des im Blute vorhandenen Zuckers, und daß dieser verschwindet, wenn der Kohlenhydratvorrat im Honigmagen erschöpft ist.

Wenn meine bisherigen Vorstellungen richtig waren, und der hohe Blutzuckergehalt der Bienen die Vorbedingung ist, für ihren intensiven Flug, dann mußte der Blutzucker der Bienenkönigin eine andere Kurve zeigen als der der Arbeiterin. Die Zeit ihrer Flugtüchtigkeit ist der Anfang ihres Lebens bis zum Hochzeitsflug. Eine alte eierlegende Königin ist fluguntüchtig, sie fliegt auch nicht mehr aus, es sei denn, daß sie den Stock mit einem Schwarm ganz verläßt. Vor dem Schwärmen aber wird sie, wie die Imker längst wissen, stark mit Zucker gefüttert, während sie sonst ein mehr eiweißreiches Futter erhält. Wenn der hohe Blutzuckerspiegel eine Vorbedingung für die Flugtüchtigkeit ist, war zu erwarten, daß die Königin bis zur Begattung einen hohen, dann aber mit dem Übergang zum Eierlegen und dem Einstellen der Flugtätigkeit einen niederen Blutzuckerspiegel zeigen mußte.

Ich habe Königinnen im Brutschrank schlüpfen lassen, dann entweder sofort untersucht oder sie in kleine Begattungsvölkchen gegeben und diese auf die Belegstelle bringen lassen. Nach 11 bis 14 Tagen wurden sie zurückgeholt und die Königinnen, die teils schon, teils noch nicht begattet waren, wurden wieder untersucht. Was ich erwartet hatte trat ein. Die unbegatteten Königinnen hatten hohe Blutzuckerwerte, unabhängig vom Alter, nur die frischgeschlüpften haben niedere Werte wie die frischgeschlüpften Arbeiterinnen, die Begatteten hatten so niedere wie die durch Flug oder Hunger erschöpften, die nicht mehr, oder wie die frisch Geschlüpften, die noch nicht fliegen können.

Ich bin durch die geschilderten Versuche zu der Überzeugung gekommen, daß der Kohlenhydratstoffwechsel der Biene in vollkommener Weise reguliert ist, trotz der großen Schwankungen, die sich an verschiedenen Individuen feststellen lassen, und daß diese Schwankungen nur anzeigen, wie gut der Stoffwechsel sich auf den jeweiligen physiologischen Zustand der Biene einstellt. Ich will versuchen, in weiteren Versuchen festzustellen, auf welche Weise die Regelung zustande kommt.

16. Herr Prof. J. SEILER (Zürich, E. T. H.):

Neue Ergebnisse

aus der Kreuzung parthenogenetischer Schmetterlinge
mit Männchen zweigeschlechtlicher Rassen.

Untersuchungsobjekte sind verschiedene Arten der Gattung *Solenobia* (Psychiden). *Solenobia triquetrella* F. R. vermehrt sich fast allerwärts parthenogenetisch, und zwar rein thelytok. Eine bisexuell sich vermehrende Rasse von *triquetrella* ist mir nur von einem Fundplatz (Nürnberg) bekannt. Die bisexuelle Rasse hat ein normales Geschlechtsverhältnis und besitzt diploid 60 Chromosomen. Die parthenogenetische Rasse dagegen hat 120 Chromosomen, ist also tetraploid. Die Besonderheiten der Reifung der parthenogenetischen Eier (vgl. SEILER 1923, Z. ind. Abst. Vererb. 31) bestehen darin, daß eine Chromosomenkonjugation stattfindet und zwei Reifeteilungen ablaufen, wie bei mikitischer Fortpflanzung. Der diploide weibliche Vorkern wandert hierauf durch das Ei, sucht gleichsam den männlichen Vorkern und macht dann zwei Furchungsteilungen durch. Nun verschmelzen je zwei Furchungskerne, wodurch die Normalzahl 120 wieder hergestellt wird.

Die Paarung der parthenogenetischen Weibchen mit Männchen der bisexuellen Rasse gelingt, die Besamung der Eier findet statt, und es entstehen triploide F_1 -Bastarde mit 90 Chromosomen. Diese Triploiden sind in verschiedenem Grade intersex, und zwar handelt es sich im Mittel um schwach weibliche Intersexe (vgl. SEILER 1935 und KEIL 1935, Revue Suisse Zool. I, 42; hier die übrige Literatur).

Will man den Versuch machen, dieses Resultat mit Hilfe von Geschlechtsfaktoren-Formeln zu interpretieren, so kann man im Anschluß an GOLDSCHMIDT die folgenden Formulierungen versuchen:

1. die bisexuelle Rasse: $\text{♀} = \text{FFM} \quad \text{♂} = \text{FFMM}$
Quantitätsverhältnis $\text{M/F} = 1/2 \quad 1/1$
2. die tetraploid parth. Rasse: $\text{♀} = 4\text{F} \quad 2\text{M} \quad -$
 $\text{M/F} = 1/2$
3. die triploiden F_1 -Bastarde: $\text{FFM} + \text{FM} = 3\text{F} \quad 2\text{M}$
 $\text{M/F} = 2/3$

Da das Quantitätsverhältnis bei den Triploiden in der Mitte steht zwischen dem der reinen Geschlechter, sind Intersexe zu erwarten und treten tatsächlich ja auch auf.

Nun ist nicht zu übersehen, daß die Formulierung zur Hälfte ganz hypothetisch ist: über die genetische Konstitution der parthenogenetischen Weibchen wissen wir nichts. Vielleicht könnte es gelingen, darüber etwas in Erfahrung zu bringen, wenn es gelänge, eine wechselnde Zahl von Chromosomensätzen der parthenogenetischen Weibchen mit dem einen haploiden Satz des Männchens zusammen zu bringen.

Eine andere Kombination als die Triploide gelang mir bereits vor Jahren in Schlederlohe an *Solenobia lichenella* Z. Die parthenogenetische Rasse war bekannt; vermutungsweise wurde die Ansicht ausgesprochen, daß *S. pineti* Z. die zugehörige bisexuelle Form sein könnte. Das stimmt aber nicht, denn es gelingt nie, die *pineti*-Männchen mit den *lichenella*-Weibchen zu paaren. Die Männchen der bisexuellen Rasse von *lichenella* fand ich schließlich in kleiner Zahl an verschiedenen Fundplätzen in der Nähe Münchens.

Auch bei *lichenella* hat die bisexuelle Rasse diploid 60 Chromosomen, und die parthenogenetische Rasse ist tetraploid, hat also 120 Chromosomen (vgl. SEILER 1923). Wie bei *triquetrella* findet auch bei *lichenella* eine Chromosomenkonjugation statt. Hier aber läuft, wenigstens dem äußeren Bilde nach, nur eine Reifeteilung ab. Doch wird die zweite Reifeteilung soweit durchgeführt, als die Chromosomen geteilt werden; die Tochterchromosomen werden aber nicht auseinander geführt. Durch diesen Vorgang, der im Prinzip auf eine Verschmelzung des 2. Richtungskörpers mit dem weiblichen Vorkern hinausläuft, wird der Chromosomenbestand wieder auf die Normalzahl 120 erhöht.

Eine Paarung der parthenogenetischen Weibchen von *lichenella* mit den Männchen der bisexuellen Rasse gelingt leicht, und die Eier werden auch besamt, jedenfalls zum Teil. Da der gereifte Eikern der parthenogenetischen Rasse ein Zygotenkern ist, war damit zu rechnen, daß eine Copulation des Eikerns mit dem Samenkern unterbleiben könnte. Das scheint in der Tat die Regel zu sein, denn aus den Gelegen einer größeren Zahl begatteter parthenogenetischer Weibchen erhielt ich fast ausschließlich Weibchen, die sich genau so verhielten wie normale parthenogenetische Tiere. In kleiner Zahl aber traten auch in dieser Kreuzung in F_1 Intersexe auf. Sie können nur entstanden sein aus einer Verschmelzung des tetraploiden Eikerns mit dem haploiden Samenkern. Somit läge die folgende Kombination vor:

$$4F \ 2M + FM = 5F \ 3M.$$

Wenn das Verhältnis zwischen F und M bei *lichenella* ebenso ist wie bei *triquetrella*, so betrüge der Quotient M : F bei den pentaploiden *lichenella*-Bastarden nur drei Fünftel, gegen zwei Drittel bei den triploiden F_1 -Tieren der *triquetrella*-Kreuzung. Bei den Pentaploiden wäre das Quantitätsverhältnis somit zugunsten der F-Faktoren verschoben. Falls in F_1 bei *lichenella* überhaupt Intersexe auftreten dürfen, könnten es höchstens ganz schwache Intersexe sein. In Wirklichkeit waren sie mittelstark bis stark intersex, zum Teil rein männlich. Die gegebene Formulierung dürfte also sehr in Frage gestellt sein.

Mehr Aufschluß über die genetische Beschaffenheit der parthenogenetischen Weibchen müßte zu erhalten sein, wenn es gelänge, diploid parthenogenetische Rassen zur Kreuzung zur Verfügung zu stellen. Es war vorauszusehen, daß solche Rassen sich finden lassen müßten (vgl. SEILER 1923). Ich fand die gesuchte Rasse für *Solenobia triquetrella* vorletztes Frühjahr auf der Lägern bei Zürich. Die Lägerntiere gleichen äußerlich in jeder Hinsicht der tetraploid parthenogenetischen *triquetrella*; in der Größe aber verhalten sich beide Rassen wie 1 : 2, wie Messungen an den Puppen ergaben. Damit war bereits wahrscheinlich gemacht, daß die Lägernrasse diploid sein könnte.

Die cytologische Untersuchung bestätigte diese Vermutung. Sehen wir ab von Komplikationen in den Zahlenverhältnissen der Chromosomen, die bei der Lägernrasse ebenso vorhanden sind wie bei den übrigen bis jetzt untersuchten Rassen und Arten von *Solenobia*, so verläuft der Chromosomenzyklus der Lägern-tiere wie folgt:

Die Chromosomenzahl somatischer Mitosen beträgt 60, ist also diploid. In den reifenden Eiern konjugieren die Chromosomen, so daß in den Äquatorialplatten der ersten Reifeteilung 30 bivalente Elemente vorhanden sind. Der übrige Verlauf der Eireifung gleicht in allen Einzelheiten genau dem der tetraploid parthenogenetischen *triquetrella*. Wie bei dieser Form laufen also auch bei der diploid parthenogenetischen Lägernrasse zwei Reifeteilungen ab. Desgleichen beginnt sich auch hier der weibliche Vorkern auf eine Wanderung durch das Ei. An der Eiperipherie erfolgt dann die erste und zweite Furchungsteilung, in welchen die haploide Chromosomenzahl vorhanden ist. Später, wohl unmittelbar nach der zweiten Furchungsteilung, wird die Chromosomenzahl verdoppelt. Wie das geschieht, weiß ich vorerst noch nicht. Zweifellos verschmelzen auch hier je zwei Furchungskerne.

Man kann sich fragen, warum blieb die Parthenogenese bei *triquetrella* nicht bei der Diploidie? Was hatte die Einführung der Tetraploidie für einen Sinn? Vielleicht ist die Antwort verblüffend einfach: die Eier beider Rassen sind gleich groß, wie Messungen an zahlreichen Gelegen ergaben. Das doppelt so große tetraploide Tier produziert aber doppelt soviel Eier wie die diploide Rasse. Die Vermehrungsquote wird also durch die Tetraploidie auf das Doppelte erhöht.

Die Kreuzung der diploid parthenogenetischen Lägern-Weibchen mit denselben Männchen der bisexuellen Rasse, die ich auch zur Kreuzung mit den tetraploiden Weibchen benutzte, gelingt leicht. Kreuzungsversuche mit anderen *Solenobia*-Arten dagegen schlugen fehl. Also handelt es sich in der Lägernrasse zweifellos um eine *triquetrella*-Rasse. Die begatteten Lägernweibchen sind auch imstande, die Eier zu besamen, und es steht mir bereits eine F_1 -Generation zur Verfügung. Da meine Zuchten im letzten Jahr aber sehr schlecht gediehen und ich nur einen kleinen Prozentsatz der Tiere durchbrachte, ist es ratsam, über die Beschaffenheit der F_1 vorerst überhaupt nichts auszusagen; denn dieses Jahr scheinen die Kulturen gut zu gehen, und nächstes Frühjahr werden alle denkbaren Paarungen mit F_1 , auch die F_1 -Inzucht, zur Verfügung stehen. Erst dann wird es an der Zeit sein, über die genetische Beschaffenheit der parthenogenetischen Weibchen weitere Überlegungen anzustellen.

Wie bereits gesagt, glückte auch die F_1 -Inzucht. Somit besteht Aussicht, aus der Beschaffenheit der F_2 und aus dem Verhalten der F_2 -Weibchen darüber etwas erschließen zu können, ob Mendelfaktoren für die parthenogenetische Entwicklung verantwortlich sind oder Faktoren des Ei-Plasma.

17. Herr Dr. E. DIEBSCHLAG (Marburg/Lahn)¹:

Ganzheitliches Verhalten bei einigen See- und Schlangensternen.

Bei Versuchen, die Anatomie des Nervensystems einiger Asteroiden und Ophiuroiden mit neueren Methoden in Angriff zu nehmen, wurde meine Aufmerksamkeit auf das Verhalten dieser Untersuchungsobjekte gelenkt. In der Literatur über See- und Schlangensterne treten zwei verschiedene Ansichten über das

¹⁾ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Gebaren dieser Tiere hervor. Auf der einen Seite [PREYER (1886), JENNINGS (1907), MANGOLD (1908), v. BUDDENBROCK (1922), ALVERDES (1931)] wird das Tier als Ganzes in seinem Verhalten gegenüber verschiedensten Umweltreizen aufgefaßt und auf die Plastizität seiner Reaktionen hingewiesen, die nicht durch eine Summation verschiedenster Reflextätigkeiten erklärt werden könne. Von anderen Autoren [v. UEXKÜLL (1905), JUST (1927), KÖHLER (1933)] werden die Reaktionen dieser Echinodermen lediglich auf Reizwirkungen durch die Umwelt zurückgeführt; die Tiere sind Reflexmechanismen, die nur tropotaktisch ihre Orientierungsbewegungen usw. durchführen. Die Ergebnisse meiner Beobachtungen und Versuche sprechen zugunsten der ersten Ansicht.

Die Schwierigkeiten für die Erklärung des Verhaltens der Echinodermen liegen zweifellos in der für uns fremdartigen Organisation dieser Tiere begründet. Darum aber braucht man noch nicht das Gebaren dieser Tiere in ein Schema zu zwängen, das ihren wirklichen Leistungen keineswegs gerecht wird. Es ist sicher kein Zufall, daß alle Autoren, die sich über längere Zeiträume hinweg mit Asteroiden und Ophiuroiden beschäftigten, die Vielfalt der Leistungen dieser Tiere hervorheben, die einem bei kürzerer Beobachtungszeit leicht entgeht.

Meine Versuche führte ich im Herbst 1935 und Frühjahr 1936 an der Staatlichen Biologischen Anstalt auf Helgoland durch. Zur Beobachtung wählte ich *Asterias rubens*, *Astropecten mülleri* und *Ophiura albida*.

a) Orientierung im Raum: Bringt man frische Exemplare von *Asterias rubens*, *Astropecten mülleri* oder *Ophiura albida* in große Aquarien ein, so zeigen diese regelmäßig eine große Beweglichkeit. Der für sie neue Raum wird nach den verschiedensten Richtungen hin durchmessen. Erreichen die Tiere den Rand des Aufenthaltsgefäßes, so folgen sie der Aquarienwand längere Zeit. Nach einer halben Stunde oder nach noch längerer Zeit kommen die Tiere dann auf einem ihnen zusagenden Untergrund zur Ruhe. *Asterias* zeigt hierbei Vorliebe für größere Steinbrocken oder homogeneren Untergrund, *Astropecten* gräbt sich in Sand ein, während *Ophiura albida*, wenn möglich, Schill aufsucht. Die spontanen Lokomotionen der Tiere in einer neuen Umwelt sind nicht etwa durch den Akt der Übertragung selbst hervorgerufen zu denken, denn wenn man die Tiere aus ihrem alten Aquarium nur heraushebt und dann wieder in dasselbe einsetzt,

so kommen sie dort schon nach etwa 5 Minuten wieder zur Ruhe. Ich untersuchte das in Rede stehende Verhalten genauer an je 5 Exemplaren von *Asterias rubens* und *Astropecten mülleri*, die ich täglich zweimal von der Mitte einer weißen rechteckigen Emaillewanne (Grundfläche 43×33 cm, Wasserhöhe 2,5 cm) starten ließ, und deren Laufspuren ich bei einhalbstündiger Beobachtungszeit registrierte. Trotz der Verschiedenheit dieser Laufspuren im einzelnen war festzustellen, daß die Tiere vom Startort aus meist so lange in einer bestimmten Richtung fortstrebten, bis sie an dem Rand der Wanne anlangten. Von dort aus bewegten sie sich häufig weiter an der Wand entlang, manchmal ausschließlich in ein und derselben Richtung, so daß sie im Laufe der halben Stunde zwei bis dreimal die Peripherie der Wanne umliefen. Legte ich den Wannenboden mit Sand, Schill und Steinen aus, so kamen die Tiere weit eher zur Ruhe; auch zeigten sie dann eine geringere Tendenz am Rande der Wanne entlang zu kriechen. Es ist aber auch hier nicht so, daß etwa ein auf Sand gesetzter *Astropecten* sich sofort in denselben eingräbt; er tut dies erst, nachdem er mehrmals das Becken durchquert hat. Es handelt sich bei diesen Bewegungen von *Asterias* und *Astropecten* in der neuen Umwelt zweifelsohne nicht um eine Art von Raumerfassung, sondern der neue Lebensraum wird durch diese spontanen Bewegungen auf günstige oder ungünstige Bedingungen hin erforscht (s. JENNINGS, S. 95). Die Tendenz zu solchen spontanen Orientierungsbewegungen ist im übrigen stark abhängig vom physiologischen Zustand der Tiere. Reichlich gefütterte Individuen von *Asterias* setzen sich in der Emaillewanne sehr bald zur Ruhe, während gleichfalls gesättigte Exemplare von *Astropecten* noch lange umherkriechen, wenn ihnen kein Sanduntergrund geboten wird. Ist letzteres der Fall, so graben sie sich allerdings sofort nach dem Einsetzen ein. Dieses sofortige Eingraben in den Sand kann man auch erreichen, wenn man *Astropecten* mehrere Stunden lang in einem Glasaquarium ohne Sand gehalten hat. Dieselbe Reaktion (Eingraben) wird also unter ganz verschiedenen physiologischen Zuständen vollbracht.

Bei genauerer Beobachtung der Lokomotion von *Asterias*, *Astropecten* und *Ophiura* konnte ich mich von der schon öfter beschriebenen funktionellen Gleichwertigkeit der Arme überzeugen. Es hängt weitgehend von äußeren Bedingungen ab, welcher Radius oder Interradius die Führung des Tieres übernimmt. Diese Tatsache darf jedoch nicht dahin ausgelegt werden,

daß die Arme die Bewegungen der Tiere bestimmen. Bei allen Ortsbewegungen sind die Arme mit ihren speziellen Lokomotionssystemen im Sinne der Gesamtbewegung des Tieres tätig. Diese Ganzheitlichkeit bei der Lokomotion wird besonders eindrucks- voll, wenn die Tiere irgendwelche Ziele anstreben oder Reize vermeiden.

b) Orientierung zum Licht: Für diese Versuche kommt nur *Asterias rubens* und *Astropecten mülleri* in Frage, da *Ophiura albida* und *Ophiothrix fragilis* sich gegen Licht indifferent verhalten, wie ich durch besondere Versuche darlegen konnte. Wie schon PLESSNER (1913) und VAN WEEL (1935) zeigten, besitzt *Asterias rubens* und *Astropecten* neben den das Richtungssehen vermittelnden Pigmentbecherocellen noch einen Hautlichtsinn. Für die hier in Betracht kommenden Probleme interessiert vorwiegend die Tätigkeit der Ocellen.

Läßt man intakte, frisch gefangene Exemplare von *Asterias* oder *Astropecten* in der Dunkelkammer in einer Glaswanne kriechen, an deren einem Ende sich eine Lichtquelle befindet, so bewegen sich die Tiere ohne Ausnahme zum Licht hin. Physiologische Umstimmungen, wie sie längere Zeit nach dem Fang auftreten, oder Verletzungen können dieses photopositive Verhalten in ein photoindifferentes oder photonegatives umwandeln.

Daß bei dieser Lichtorientierung das Tier als Ganzes reagiert, wird am deutlichsten im 5-Lichtversuch, wo jede der Armspitzen durch einen gleich starken Lichtreiz getroffen wird. In diesem Falle kämpfen die 5 Arme nicht etwa gegeneinander und halten so das Tier am Startort fest, sondern dieses entscheidet sich ebenso wie im Einlichtversuch klar für eines der Lichter. Dabei sind Bewegungsgeschwindigkeit und -koordination völlig der im Einlichtversuch gleich.

Man hat anzunehmen, daß zentrale Impulse für diese zielgerichtete Entscheidung der Tiere verantwortlich sind, die z. B. die Lichtperzeptionen von vier Armen zugunsten des Leitarmes intrazentral überdecken. Dabei kann bisher die Frage, ob es sich hier um ein physiologisch gegebenes oder auch anatomisch nachweisbares Zentrum handelt, wegen der ungenügenden anatomischen Kenntnisse über das Nervensystem der Echinodermen nicht entschieden werden.

Ganz entsprechend wie im 5-Lichtversuch wird auch beim Zweilichtversuch von den Tieren stets eine klare Entscheidung für eine Lampe getroffen. Da jedoch die Echinodermen in ihrer

äußereren Morphologie nicht bilateral-symmetrisch sind, könnte man beim Zweilichterversuch daran denken, daß jeweils drei einander benachbarte Arme die beiden übrigen Arme beherrschen und die telotaktische Entscheidung der Tiere auf dieses äußere Übergewicht der einen Seite zurückführen. Ein solcher Einwand läßt sich leicht mit vierarmigen Exemplaren von *Asterias* widerlegen, die man entweder durch Abschneiden eines Armes selbst erzeugt, die sich aber auch im verheilten Zustande ohne Armregenerat im Freileben häufig finden. Solche Tiere, deren beide Hälften morphologisch weitgehend gleichwertig sind, kriechen im Zweilichterversuch stets zu einer der Lampen hin; nie sah ich bei meinen Versuchen einen Lauf geradlinig zwischen beide Lampen hindurch sich vollziehen.

Es ist nicht erstaunlich, daß nach Exstirpation der Ocellen an allen Armen eines Tieres diese gerichtete Einstellung zum Licht ausfällt. Der Hautlichtsinn greift erst bei sehr starken Lichtintensitäten (Bogenlampe) als richtender Faktor bei der Orientierung auf Licht ein. Entfernt man einem fünfarmigen Tier vier seiner Ocellen, so kann der augentragende Arm, wenn er dem Licht zugewandt ist, längere Zeit als Leitarm tätig sein. Hier würde also ein Arm alle anderen dirigieren und der gerichtete Bewegungsimpuls auf äußere Faktoren (Licht) zurückgehen. Jedoch gilt dies nur für das photische Verhalten eines solchen Tieres. Bei diffuser Beleuchtung z. B. wird der intakte Arm den anderen gegenüber keineswegs bevorzugt. Auch in den übrigen Reaktionsbereichen, z. B. beim Umdrehakt, bei der Nahrungs- aufnahme usw. reagiert das Tier noch als Ganzheit weiter; der intakte Arm wird in den jeweiligen Bewegungsvorgang gleichwertig mit den anderen Armen eingeordnet.

c) Eingriffe am Nervensystem: Die Abhängigkeit ganzheitlichen Verhaltens vom Nervensystem wird klar bei Eingriffen am letzteren. Interradiale Durchtrennung des Ringnerven an nur einer Stelle beeinflußt das oben beschriebene photische Verhalten im 5- und Zweilichterversuch nicht. Isoliert man durch zwei interradiale Schnitte am Nervenpentagon einen Arm, so wird dieser passiv von den übrigen koordiniert tätigen Armen mitgezerrt; er wirkt durch Ansaugen an den Boden hemmend auf den Bewegungsvorgang. Trotzdem ist eine Entscheidung für eine der Lampen im 5- und Zweilichterversuch leicht möglich. Desgleichen, wenn auch schwieriger, gelingt dies, wenn man zwei Arme vom Nervenring abtrennt. Wählt man zu diesen Versuchen

ein vierarmiges Tier, das man durch zwei interradiale Ringnervenschnitte in zwei weitgehend gleichwertige Hälften geteilt hat, so kriecht ein derartig operierter *Asterias* z. B. sehr genau auf der Mittelsenkrechten der beiden Lampen, bis er sich zwischen ihnen befindet. Dann strebt jede der nervös isolierten Hälften zu der ihr benachbarten Lampe hin und das Tier sitzt zwischen den Lampen fest, stark an den Boden angesaugt. Die ganzheitliche Lichtreaktion ist also durch den Eingriff am Nervenring zerstört. Beide Tierhälften sind aber als sekundäre Ganzheiten tätig — jede Hälfte strebt zum Licht. Beständen nicht zwei neue selbständige Ganzheiten, so müßte das Tier bei gleichartiger Reizung beider Seiten ja evtl. auch in Richtung der Mittelsenkrechten der Lampen weiterkriechen können, was aber nie beobachtet wurde.

Die Zusammenarbeit der Tierhälften eines derart operierten *Asterias* kann man aber einigermaßen wiederherstellen durch Änderung der Umweltbedingungen. Lasse ich nämlich die operierten Tiere auf Sand kriechen, wo eine Anheftung der Ambulacralfüßchen nicht möglich ist, so machen sie einen nahezu normalen Eindruck! Es sind wieder Entscheidungen für eine Reizquelle möglich, wobei mal die eine, mal die andere Tierhälfte führen kann. Interessant ist, daß in diesem Fall die Ambulacralfüßchen des abgetrennten Teils auch weitgehend koordiniert mit der führenden Hälfte sich an der Lokomotion beteiligen. Naturgemäß erscheinen Exemplare von *Astropecten* nach derartigen Eingriffen am Nervenring weniger geschädigt, da diese ihre Füßchen nur locker anzusaugen vermögen; ein operierter *Astropecten* vermag also auch im Glasgefäß, wenn auch mühsamer als das intakte Tier, sich im Mehrlichterversuch für eine der Lampen zu entscheiden.

Es mag in diesem Zusammenhang noch kurz auf die große Plastizität im Verhalten von Einzelarmen hingewiesen werden. Es ist dabei wichtig festzustellen, daß Einzelarme, die noch ein Stück des Nervenpentagons mitbekommen haben, weit stärkere spontane Bewegungen ausführen als nur mit Radialnerv ausgestattete Arme; dies scheint für die Anwesenheit besonderer nervöser Strukturen im Nervenring zu sprechen. Solche Arme können zur Spitze, zur Basis und schließlich auch zur Seite hinkriechen, d. h. sie vermögen alle Lokomotionsarten auszuführen, die sie auch im Verbande des Gesamtieres zeigen. Man regt derartige isolierte Arme am leichtesten dadurch zur Lokomotion in

einer bestimmten Richtung an, indem man sich der „Autodermin-Reaktion“ bedient, die v. UEXKÜLL (1899) von Echiniden beschrieb, und die ich auch bei *Asterias rubens* beobachten konnte. Man legt also einen fremden *Asterias* oder ein Stückchen seiner Dorsalseite, das reichlich mit Pedicellarien ausgestattet ist, über das Ende des isolierten Armes. Man konstatiert dann eine deutliche Lokomotionsumkehr oder -Beschleunigung, während solche Teilstücke auf mechanische Insulte nur relativ schlecht reagieren. Diese außerordentliche Selbständigkeit abgeschnittener Arme mag auch dafür verantwortlich sein, daß man in einem intakten Seestern schließlich nur mehr ein Gebilde gesehen hat, das aus fünf selbständigen Armen bestehe. Daß dem nicht so ist, darauf weist die außerordentliche Plastizität von *Asterias* und *Astropecten* beim Umdrehvorgang (Selbstwendung) hin. *Asterias* dreht sich auf glattem Untergrund in völlig anderer Weise um als etwa auf Sand. Auf Glas wendet sich das Tier mit Hilfe der Ambulaeralfüßchen um, während es sich auf Sand durch Hochstemmen meist dreier Arme ganz entsprechend wie *Astropecten* und *Ophiura* umkehrt. Wenn man gerade bei der Selbstwendung besonders von *Asterias* ein Rivalisieren der einzelnen Arme gegeneinander beobachten zu können glaubte, so scheint mir dies weitgehend an äußeren Bedingungen zu liegen. Wenn das Material frisch ist und die Wasserhöhe so gewählt wird, daß die Tiere beim Umwenden die Wasseroberfläche nicht streifen, ist von einer Gegen-einanderarbeit überhaupt nichts zu bemerken. Jede Tätigkeit des einzelnen Armes fördert sinnvoll den als Ganzes angelegten Prozeß der Wendung. Auf die Abhängigkeit der Art der Selbstwendung von der Körpergröße kann hier nur hingewiesen werden. Im übrigen ist die Selbstwendung, ebenso wie alle anderen Lokomotionsarten, in spezifischer Weise von der ungestörten Tätigkeit des Nervensystems abhängig. Es mag lediglich erwähnt werden, daß *Asterias* nach hälftiger nervöser Isolierung durch zwei interradiale Ringnervenschnitte auf glattem Untergrund — wie es in den Lehrbüchern der Physiologie auch beschrieben wird — sich nicht mehr umzudrehen vermag, da beide Hälften gegeneinander arbeiten. Dies gelingt ihm aber auf Sand noch durchaus mit geringer Mühe, und dieser Umstand weist darauf hin, in wie starkem Maße das koordinierte Verhalten eines Organismus von der Umwelt abhängig ist und daß man nur mit kritischer Vorsicht in die höhere Ganzheit Organismus-Umwelt eingreifen darf.

Nur ganz kurz sollten hier einige Bilder aus dem Verhalten der See- und Schlangensterne gegeben werden; eine ausführliche Veröffentlichung wird in Kürze folgen. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß das Verhalten der Asteroiden und Ophiuriden lediglich auf der Grundlage bestimmter vorgebildeter Reflexe nicht erklärt werden kann. Vielmehr muß jeder tierische Organismus die Reflexe zu einer höheren Einheit zusammenfassen; diese Einheit ist abhängig von der Tätigkeit des Nervensystems, wobei wir die Frage noch offen lassen müssen, ob hier etwa bestimmte im Nervenring gelegene, mehr oder weniger scharf umschriebene Zentren ausschlaggebend wirken. Jedenfalls wird bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse eine voreilige, simplifizierende Betrachtung des Verhaltens der Echinodermen den wirklichen Leistungen dieses eigenartigen Tierstammes keineswegs gerecht.

Literatur:

ALVERDES, F., Die Frage nach der Ganzheitlichkeit in der Verhaltensweisen der Tiere. Biol. gen. **7** (1931) 313. — Ders., Die Totalität des Lebendigen. Bios **8** (1935) 32. — BUDDENBROCK, W. v., Untersuchungen über den Mechanismus der phototropen Bewegungen. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgoland **15**, H. 1 (1922). — JENNINGS, H. S., Behavior of the Starfish *Asterias forsteri* de Lorio. Univ. Calif. Publ. Zool. **4** (1907) 53. — JUST, G., Untersuchungen über Ortsbewegungsreaktionen. I. Das Wesen der phototaktischen Reaktionen von *Asterias rubens*. Z. vergl. Physiol. **5** (1927) 247. — KÖHLER, O., Das Ganzheitsproblem in der Biologie. Schr. Königsberger Gelehrte Ges. Natw. Kl. **9**, H. 7 (1933) 168. — MANGOLD, E., Studien zur Physiologie des Nervensystems der Echinodermen. Pflügers Arch. **122**, 349; **123** (1908) 1; **126** (1905) 371. — PLESSNER, H., Untersuchungen über die Physiologie der Seesterne. I. Mitt.: Der Lichtsinn. Zool. Jb. Zool. Physiol. **33** (1913) 361. — PREYER, W., Über die Bewegungen der Seesterne I und II. Mt. zool. Stat. Neapel **7** (1886-1887) 27, 191. — UEXKÜLL, J. v., Die Physiologie der Pedicellarien. Z. Biol. **37** (1899) 376. — Ders., Studien über den Tonus II. Die Bewegungen der Schlangensterne. Z. Biol. **46** (1905) 1. — WEEF, P. B. VAN, Über die Lichtempfindlichkeit der Ambulacralfüßchen des Seesterns (*Asterias rubens*). Arch. néerl. Zool. **1** (1935) 347.

18. Herr Dr. Fr. WEYER (Hamburg, Inst. f. Schiffs- und Tropenkrankheiten):

Regenerationsvorgänge am Mitteldarm der Insekten.

(Mit 1 Abbildung.)

Wie wohl alle tätigen Darmzellen werden auch die Sekretions- und Resorptionszellen im Mitteldarm der Insekten durch ihre Funktion abgenutzt und verbraucht. Der Ersatz der verbrauchten Zellen erfolgt fast überall durch besondere sog. Epithelmutter- oder Regenerationszellen, die teilungsfähig bleiben. Im ein-

fachsten Fall liegen die Ersatzzellen zwischen den Basen der fertigen Darmzellen. Sie können zu Regenerationsnestern gehäuft oder zu besonderen in die Tiefe des Epithels versenkten Krypten zusammengeschlossen werden. Während die verbrauchten Zellen aus dem Verbande des Epithels gelöst und ins Darmlumen abgestoßen werden, wachsen dafür die Regenerationszellen, die sich durch mitotische Teilung vermehren, im gleichen Maße heran, richten sich auf oder schieben sich allmählich höher, bis sie das Darmlumen erreicht haben und sich nun in den Epithelverband einfügen können. Die Stärke der Regeneration richtet sich nach der Stärke des Verschleißes an alten Zellen. Die Erneuerung betrifft aber immer nur einzelne Zellen. Eine solche kontinuierliche und partielle Regeneration findet sich auch im arbeitenden Darm und ist nicht an eine bestimmte Zeit gebunden. Ist eine Generation von Epithelzellen vollkommen durch eine neue abgelöst, so hat der Prozeß bereits von Neuem begonnen, d. h. es ist ein andauernder Vorgang, an dem man Anfang und Ende nicht festlegen kann.

Den Epithelregenerationen im Darm der Insekten-Larven wird noch eine andere Bedeutung zugemessen. Nicht nur der Ersatz verbrauchter Zellen ist zu bewerkstelligen, sondern der Darm muß ja auch wachsen. So nimmt man allgemein an, daß die Oberflächenvergrößerung des Darmes während des Wachstums auch durch die Regenerationszellen erfolgt.

Nun ist es schon mehrfach aufgefallen, daß es außer dieser kontinuierlichen Einschiebung von neuen Zellen aus dem Reservematerial auch eine andere Form der Darmumbildung gibt, bei der das alte Epithel in seiner Gesamtheit zerstört, abgeworfen und durch ein neues ersetzt wird. Es wäre denkbar, daß in diesem Fall der andernorts zeitlich und räumlich verstreute Prozeß der Regeneration in einen Akt zusammengedrängt ist. Doch erscheint das bei näherem Zusehen sehr fraglich. Denn Insekten, bei denen man im funktionstüchtigen Darm jederzeit den Ersatz einzelner Zellen beobachten kann, können trotzdem und außerdem von Zeit zu Zeit das Epithel als Ganzes abwerfen. Diese totale Epithelerneuerung fällt dann stets mit den jeweiligen Häutungen der Tiere zusammen, und dadurch gewinnen diese Dinge ein besonderes Interesse.

Den Vorgang der totalen Epithelerneuerung habe ich für die Termiten schon an anderer Stelle näher geschildert¹. Mit be-

¹⁾ WEYER, Z. Morphol. Oekol. d. Tiere 30 (1935).

ginnender Häutung unterliegt hier das Mitteldarmepithel in seiner Gesamtheit einer deutlichen Degeneration. Ein besonders auffälliges Verhalten zeigen dabei die Ersatzzellen. Während sich diese Zellen normalerweise im Verlaufe des Wachstums aufrichten, bis sie den Epithelverband erreicht haben, werden sie während der Häutung gewissermaßen liegend und parallel zur Basalmembran hochgeschoben, so daß die Zellen jetzt über jedem Regenerationsnest wie ein Stoß Dachziegel lagern. Die Zellen werden nun spindelförmig ausgezogen und zu einer mehrreihigen Schicht zusammengeschlossen, die, im Aussehen einer Ringmuskelschicht außerordentlich ähnlich, das absterbende Epithel einhüllt und gleichzeitig auch nach innen drückt. Unterhalb dieser »Hüllschicht«, wie ich sie genannt habe, erfolgt die Trennung von Ersatzzellen und altem Epithel. Sobald diese Trennung vollzogen ist, richten sich die Ersatzzellen wieder auf wie vor der Häutung und treten zu einem einheitlichen und gänzlich neuen Epithel zusammen. Das alte Epithel mit Hüllschicht verweilt unter weiteren Zerfallserscheinungen noch eine Zeitlang im Mitteldarm, um dann in den Enddarm überzutreten. Damit ist der Ausgangszustand wieder erreicht.

Bevor man sich über die Bedeutung eines solchen Vorganges Gedanken macht, fragt man wohl erst, wo und unter welchen Bedingungen er bei den Insekten zu beobachten ist. Ich selbst habe ausgedehnte Untersuchungen bei den Termiten angestellt. Ich fand diese Form der Epithelerneuerung bei allen von mir untersuchten Arten, bei Pro-, Meso- und Metatermitiden, bei Omnivoren, bei Holzfressern und Pilzzüchtern. Ich bin überzeugt, daß diese Erscheinung bei den Termiten allgemein verbreitet ist. Sie findet sich bei Arbeitern, Soldaten und Geschlechtstieren, bei männlichen und weiblichen Termiten. Sie fällt zusammen mit den jeweiligen Häutungen, ist also auf die Larvenentwicklung beschränkt.

Zum Vergleich habe ich nun kürzlich die Küchenschabe, *Phyllodromia germanica*, auf das Vorkommen ähnlicher Regenerationsvorgänge hin untersucht. Ich konnte feststellen, daß auch bei der Küchenschabe im Zusammenhang mit der Häutung das gesamte Mitteldarmepithel in fast der gleichen Weise abgeworfen wird wie bei der Termiten. Statt einer ausführlichen Erklärung verweise ich auf das Photogramm in Abb. 1. Vergleicht man dieses Bild mit den früher von mir veröffentlichten vom Termitendarm, so ist die Parallelität der Vorgänge ohne weiteres klar. Auch

bei der Küchenschabe kommt es zur Ausbildung einer Hüllschicht. Während nun bei den Termiten die Regenerationsnester vor und nach der Häutung so ziemlich das gleiche Aussehen haben, ist das bei der Küchenschabe etwas anders. Kurz vor der Häutung kommt es nämlich zu einer Vermehrung einzelner Ersatzzellen, so daß sich jetzt erst richtige Zellnester bilden. Hier gewinnt man den Eindruck, daß das Ersatzmaterial vor der Regeneration ausdrücklich vermehrt wird.



Abb. 1. Längsschnitt durch den Mitteldarm von *Phyllodromia germanica* während der Häutung. Über den dunklen Regenerationsnestern sieht man sehr deutlich das degenerierende Epithel. Vergr. 78 ×

Die bisher genannten Insekten sind Vertreter der Hemimetabolen, und es hat durchaus den Anschein, als wenn bei den Holometabolen die gleichen Vorgänge nicht zu beobachten sind. Die bei einigen Wasserkäfern (*Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*) beschriebene Darmneubildung während der Fortpflanzungstätigkeit ist mit den oben geschilderten Prozessen nicht zu vergleichen. Es sind weiter Regenerationen bei den Larven von *Galleria mellonella*, *Achroia grisella*, bei *Dermestes* und *Anthrenus* beobachtet. Ob es sich dabei um die gleichen Abläufe wie bei den Termiten und Schaben handelt, ist auf Grund der vorliegenden Angaben und Abbildungen durchaus zweifelhaft. Vielmehr hängt die Erscheinung hier offenbar nur mit besonderen architek-

tonischen Verhältnissen des Darmes zusammen und steht mit dem Wachstum in direkter Verbindung. Bei einer Reihe von bestimmten daraufhin untersuchten Lepidopteren, Hymenopteren und Dipteren wurden derartige Regenerationen nicht gefunden. Doch ist das Beobachtungsmaterial noch sehr unvollständig. Genaueres ist bekannt über die Epithelumbildung im Mitteldarm während der Metamorphose. Zu dieser Zeit muß ja aus dem larvalen Darm der imaginale aufgebaut werden, der oft ganz andere Funktionen zu erfüllen hat, und damit liegen wieder von vornherein andere Verhältnisse als bei den Larvenhäutungen vor. Bemerkenswert ist nur, daß im Mechanismus der Darmumbildung während der Metamorphose deutliche Parallelen zu den Vorgängen bei den Larvenhäutungen bestehen.

Während wir also bei den Holometabolen vorerst noch nichts Sichereres über die in Frage stehenden Umbildungsprozesse wissen, kennen wir schon lange vollständige Epithelneubildungen im Mitteldarm während der Häutungen bei zahlreichen Aptygoten, und zwar den Collembolen (*Macrotoma*, *Anurida*, *Isotoma*, *Podura* und *Orchesella*). Wir können noch einen Schritt weiter gehen und erwähnen, daß solche Erscheinungen auch bei Myriopoden (*Polydesmus*) beschrieben sind. Es hat danach zunächst den Anschein, daß die geschilderte Art der Epithelregeneration nur bei primitiveren Insekten vorkommt oder phylogenetisch vielleicht noch weiter zurückreicht. Es mag jedoch sein, daß nur eine gewisse einseitige Auswahl der bisherigen Objekte diesen Eindruck hervorruft.

Im Interesse weiterer Untersuchungen möchte ich nun noch die Frage der Bedeutung dieser Vorgänge kurz anschneiden, wenn wir uns dabei vorläufig auch auf die Nennung von Möglichkeiten beschränken müssen. Wenn wir von Epithelregeneration sprechen, nehmen wir eine Erklärungsmöglichkeit eigentlich schon vorweg. Der Sinn der Einrichtung kann in einer radikalen Be seitigung der verbrauchten oder angegriffenen Zellen mit anschließendem Neubau bestehen. Daß ein solcher Neubau in die Häutung fällt, erscheint sehr zweckmäßig, weil das Tier während dieser Zeit ja keine Nahrung aufnimmt, den Darm also nicht braucht. Andererseits findet sowohl bei der Termiten wie der Küchenschabe ein Ersatz verbrauchter Zellen kontinuierlich während der Funktion zwischen den einzelnen Häutungen statt. Über spätere Regenerationen nach Abschluß der letzten Häutung ist nichts bekannt, d. h. dann genügt offenbar auch der Ersatz

einzelner Zellen, obwohl der Darm sicher nicht weniger beansprucht wird als während der Larvenzeit. Liegt das nur daran, daß der Darm des fertigen Insekts nicht mehr richtig leer wird? Jedenfalls ist diese Erklärung durchaus nicht voll befriedigend.

Zahlreiche Autoren haben die Epithelerneuerungen einfach als Wachstumserscheinungen gedeutet. Auch daran kann einiges richtig sein. Nun vollzieht sich aber das eigentliche Wachstum der Insektenlarven nicht während der Häutung, sondern die Häutung beendigt eine fortlaufende Wachstumsperiode bzw. leitet eine neue ein. Der Darm kann also ebenso allmählich durch Einschiebung neuer Zellen oder durch Zellvergrößerung wachsen wie die übrigen Organe. Fernerhin erfolgt bei verschiedenen Insekten und in unserem besonderen Falle gerade bei den Geschlechtstieren der Termiten ein Wachstum noch nach der letzten Häutung. Die enorme Aufreibung des Abdomen bei der Königin nach der Koloniegründung hat doch sicher auch ein Wachstum des Darmes im Gefolge, das trotzdem ohne totale Epithelabstoßung vollzogen wird. Vor allem gibt aber eine andere Beobachtung zu denken. Die Collembolen häuteten sich auch nach Erreichen der Geschlechtsreife. Hier sind die späteren Häutungen ähnlich wie vielleicht bei den Crustaceen nicht an das Wachstum geknüpft. Trotzdem wird bei der Häutung das Mitteldarmepithel erneuert.

Eindeutig geht aus allen bisherigen Beobachtungen hervor, daß die totalen Epithelregenerationen an die Häutungen gebunden sind. Wie ich mich selbst überzeugen konnte, sind diese Beziehungen außerordentlich eng. Aus dem Zustand des alten und jungen Epithels lassen sich geradezu die einzelnen Häutungsphasen ablesen und umgekehrt. Die Epithelneubildung ist bei der Küchenschabe beendet, bevor das Tier die alte Larvenhaut abstreift. Daher trifft man bei frisch gehäuteten Tieren höchstens noch Reste des abgestoßenen Epithels im Enddarm an. Bei den Termiten geht die Neubildung des Epithels etwas langsamer vor sich.

Eine Erklärung der Epithelregeneration im direkten Zusammenhang mit der Häutung ist wohl möglich, soll aber hier nicht besonders gegeben werden. Ich verweise auf die Ausführungen in meiner eingangs zitierten Arbeit. Wir wissen im Grunde leider noch zu wenig über das Wesen der Häutung. Wachstum und Häutung gehören sicher zusammen. Doch ist das Wachstum bestimmt nur eine Seite der Häutung. Wir kennen nicht nur von Crustaceen und Urinsekten, sondern sogar von Larven der Holometabolen Häutungen ohne Wachstum.

Die Häutung ist allgemein als grundlegender Stoffwechselprozeß aufzufassen, bei dem möglicherweise auch Exkretionsvorgänge eine Rolle spielen. Ältere Autoren haben sogar in der Epithelabstoßung im Mitteldarm der Collembolen eine direkte Exkretionserscheinung gesehen. Doch läßt sich das sicher nicht verallgemeinern. Wir können aber möglicherweise auf diesem Wege einen weiteren Einblick in das tiefere Wesen der Häutung gewinnen.

Man könnte in den periodischen Epithelerneuerungen einen phylogenetisch alten Zustand sehen, der, wie vielleicht den Myriopoden, nur noch den primitiveren Insekten eigen ist. Hat er in der phylogenetischen Ausgangsreihe noch einen durchsichtigen Zweck, so mag dieser Zweck später verloren gegangen oder durch einen anderen ersetzt sein. Endlich könnte diese Art der Epithelerneuerung auch eine uns vorerst allerdings nicht erkennbare Anpassung an eine besondere Funktion oder bestimmte Form der Ernährung bilden. Ich möchte die Vermutung aussprechen, daß die Epithelregeneration im Mitteldarm während der Häutung eine wenigstens bei den ametabolen und hemimetabolen Insekten allgemein verbreitete Erscheinung ist, soweit diese Insekten nicht durch Parasitismus und Nahrungsspezialistentum abgeänderte Verhältnisse zeigen. Bei Raubwanzen habe ich z. B. keine Veränderung im Mitteldarmepithel beobachten können. Hier wird ja der Darm während der Häutungen nicht entleert, und damit mag das Fehlen so auffälliger Vorgänge ganz einfach zusammenhängen.

19. Herr Dr. HANS ULRICH (Zürich, E. T. H.):

Über die Reaktionsnorm der Fortpflanzungsweise von paedogenetischen Cecidomyidenlarven.

(Mit 1 Abbildung.)

Die Gallmücke *Oligarces paradoxus* Mein. besitzt einen Generationswechsel, der in einem Wechsel von vivipar paedogenetischer und bissexueller Fortpflanzung besteht. Die weiblichen Larven vermögen sich parthenogenetisch fortzupflanzen, man nennt diese Vermehrung bekanntlich Paedogenese. Es können hierbei wieder weibliche Larven erzeugt werden, die sich wiederum paedogenetisch fortpflanzen können, usf. Die frisch aus ihrer Mutter geschlüpfte paedogenetische weibliche Larve wurde früher »un-

determinierte Tochterlarve« genannt; dieser Ausdruck sei auch hier wieder verwendet und mit »T-Larve« abgekürzt. Der Übergang von der Paedogenese zur Bisexualität geschieht folgendermaßen: Die T-Larve verwandelt sich allmählich in eine weibliche »Imagolarve«, wobei ihre dicht aneinander liegenden Augen auseinander weichen und eine Spathula sternalis ausgebildet wird; die Imagolarve verpuppt sich und wird zur weiblichen Imago. Oder aber die T-Larve erzeugt paedogenetisch Imagolarven, die sich verpuppen und zu männlichen Imagines werden. Es können auch von einer weiblichen Larve gleichzeitig T-Larven und männliche Imagolarven paedogenetisch gebildet werden. Weitere Einzelheiten des Generationswechsels wurden früher¹ mitgeteilt.

Welches sind nun die Ursachen für den Ablauf dieses Generationswechsels? Meine Untersuchungen haben ergeben, daß es von den gebotenen äußeren Bedingungen abhängt, ob die T-Larve sich paedogenetisch fortpflanzt und wieder T-Larven erzeugt, oder ob sie zur Ausbildung der bisexuellen Imagogeneration übergeht. Einerseits war es möglich, Larven in einer ununterbrochenen Reihe von Generationen dauernd paedogenetisch weiter zu züchten, andererseits konnten T-Larven dieser Linie im Experiment jederzeit zum Übergang zur Bisexualität veranlaßt werden. Das spricht dafür, daß der Ablauf des Generationswechsels vollständig von der Umwelt abhängt und in keiner Weise erblich fixiert ist. Es muß aber immerhin eine Einschränkung gemacht werden. Zwar stellt die Ausbildung der paedogenetischen bzw. bisexuellen Fortpflanzungsweise eine Reaktion auf Umwelteinflüsse dar. Es besteht aber die Möglichkeit, daß die dieser Reaktion zugrunde liegende erbliche Reaktionsnorm in verschiedenen Generationen einer Linie oder zu verschiedenen Zeiten verschieden sein könnte. So könnte der Cyclenablauf außer von der Umwelt doch bis zu einem gewissen Grade auch von erblich fixierten inneren Bedingungen reguliert werden.

Am Schluß meiner früheren Arbeit wurde eine Methode beschrieben, mit deren Hilfe die Abhängigkeit der Fortpflanzungsweise von der Umwelt gut untersucht werden kann. *Oligarces*-Larven ernähren sich vom Inhalt der Hyphenzellen eines Schimmelpilzes. Dieser Pilz wird den Tieren auf Agarnährböden in Reinkultur geboten. Die Nährböden werden hergestellt, indem in

¹ ULRICH, H., Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der heterogenen Cecidomyide *Oligarces paradoxus*. Z. ind. Abst. Vererb. 71 (1936) 1-60.

kleine Glasschalen auf nährstofffreie Agarplatten eine bestimmte Menge einer Nährösung von bestimmter Konzentration aufgegossen wird; die Nährösung ist mit einer bestimmten Anzahl von Pilzsporen beimpft. Zwei Tage später hat sich auf der Agarplatte eine Mycelschicht gebildet. Jetzt wird die überstehende Nährösung abgeschüttet, dann werden die Versuchstiere eingesetzt, in jede Schale immer 10 *T*-Larven.

Bei dieser Versuchsanordnung, die hier nur ganz grob skizziert werden kann, hatte sich folgendes ergeben: Bei Beimpfung der Nährösung mit einer bestimmten konstanten großen Sporenzahl pflanzten sich die Versuchstiere bei einer starken Konzentration der Nährösung fast ausschließlich paedogenetisch fort, während sie bei einer schwachen Konzentration im Mittel 21,8 % weibliche Imagines ergaben. Das Konstanthalten der Sporenzahl war notwendig, da diese die Fortpflanzungsweise beeinflußte.

Diese früheren Untersuchungen wurden nun fortgesetzt. Beabsichtigt war dabei, mit Hilfe der nach vieler Mühe gefundenen exakten Methode einen klaren Beweis für die Abhängigkeit der Fortpflanzungsweise von der Umwelt zu geben und diesen Beweis mit einer großen Anzahl von Versuchstieren und auf Grund eines einheitlichen, genau festgelegten Versuchsplanes zu liefern. Das erschien mir wünschenswert, da ich in meiner früheren Arbeit meist auf das Experimentieren mit großen Individuenzahlen und nach einem für längere Zeit festgelegten Versuchsplan verzichtet hatte. Dort war das Ausarbeiten einer exakten Methode das Hauptziel; es wurde daher eine Versuchsserie sofort abgebrochen oder abgeändert, wenn sich eine Methodenverbesserung als notwendig oder möglich erwies. Im speziellen hatten die neueren Untersuchungen den Zweck, 1. die Analyse der Faktoren zu fördern, welche die Fortpflanzungsweise beeinflussen, und 2. die Fähigkeit unserer Tiere, auf die Wirkung bestimmter Außenfaktoren mit dem Ausbilden einer bestimmten Fortpflanzungsweise zu reagieren, schärfer zu umreißen. Ich wollte also die erbliche Reaktionsnorm der Fortpflanzungsweise kennenlernen.

In den Versuchen wurde geprüft, wie sich die Fortpflanzungsweise verhält bei 5 verschiedenen, abgestuften Konzentrationen der Nährösung. Bei jeder dieser Konzentrationen wurde außerdem die Zahl der zur Impfung benutzten Pilzsporen variiert, und zwar wurden bei jeder Konzentration 5 verschiedene, abgestufte Impfstärken verwendet. Im ganzen ergaben sich also 25 verschiedene, jeweils durch Konzentration und Sporenzahl charakterisierte

Umweltstufen. Alle übrigen Außenfaktoren, außer den beiden variierten, wurden soweit wie möglich konstant gehalten. In jeder Umweltstufe wurde insgesamt mit 20 Schalen zu je 10 Versuchstieren, also mit 200 Tieren gearbeitet. Sämtliche Versuchstiere gehörten ein und derselben reinen Linie an, waren also erblich identisch.

Die in die Versuchsschalen eingesetzten frisch geschlüpften *T*-Larven pflanzten sich entweder paedogenetisch fort und erzeugten wieder *T*-Larven, oder sie verwandelten sich in weibliche Imagines. Eine ganz kleine Zahl der Versuchstiere, die wir hier vernachlässigen können, erzeugte männliche Imagolarven. Endlich gab es Versuchstiere, die überhaupt nicht wuchsen und keine der genannten Entwicklungsrichtungen einschlugen. Ihre Zahl war in den verschiedenen Umweltstufen sehr verschieden, ich will auf sie nicht eingehen.

Interessieren sollen uns hier nur die Zahlen der weiblichen Imagolarven, die in den verschiedenen Umweltstufen auftraten, der Tiere also, die durch die Wirkung der jeweiligen Außenfaktorenkonstellation zum Übergang zur Bisexualität veranlaßt wurden. In der Tab. 1 sind die Prozentsätze der auftretenden weiblichen Imagolarven für die einzelnen Umweltstufen eingetragen. Wir sehen, daß bei einer bestimmten konstanten Sporenzahl (*a, b*) der Prozentsatz mit abnehmender Konzentration zunächst zunimmt, dann aber, nach Erreichung eines Maximums, wieder abnimmt. Dieses Maximum verschiebt sich bei kleineren Sporenzahlen (*c, d, e*) in den Bereich der schwächeren Konzentrationen und kommt dadurch an den rechten Rand unserer Tabelle zu liegen. Auf diese Weise ergibt sich dann bei kleineren Sporenzahlen (*d*) das Bild einer eindeutigen Zunahme des Prozentsatzes mit abnehmender Konzentration.

Tabelle 1.
Prozentsätze der auftretenden weiblichen Imagolarven
in verschiedenen Umweltstufen.

Nährösungskonzentration Sporenzahl pro Schale	G/16	G/32	G/64	G/128	G/256
<i>a</i> = 5 120 000	0	18,5	43,5	1,5	0
<i>b</i> = 512 000	0,5	3,5	62,5	5,5	0
<i>c</i> = 51 200	0	3,0	21,5	64,5	28,5
<i>d</i> = 5 120	1,5	0	18,5	21,0	42,5
<i>e</i> = 512	0	0,5	9,5	5,5	12,5

Betrachten wir, wie sich die Prozentsätze bei einer bestimmten konstanten Konzentration mit abnehmender Sporeanzahl verhalten, so finden wir folgendes: Bei der stärksten verwendeten Konzentration ($G/16$) haben wir praktisch 0 %. Bei der nächstfolgenden Konzentration finden wir eine Abnahme des Prozentsatzes mit abnehmender Sporeanzahl. Auch hier verschiebt sich dann das Maximum, und zwar nach unten. In Abb. 1 sind die Prozentsätze der weiblichen Imagolarven graphisch dargestellt. Jede der Kurven zeigt für eine bestimmte Konzentration die Änderung des Prozentsatzes mit der Änderung der Sporeanzahl. Die genannte Verschiebung des Maximums lässt sich klar erkennen.

Wollten wir versuchen, eine Erklärung für das beschriebene Verhalten der Prozentsätze zu finden, so müssten wir noch andere Ergebnisse der Versuche heranziehen, etwa die Nachkommenzahl, Entwicklungs geschwindigkeit, Zahl der Tiere, die nicht gediehen.

Eine vollständige Lösung der Frage, welches nun letzten Endes der oder die Umweltfaktoren sind, von denen die Fortpflanzungsweise der *T*-Larven bestimmt wird, erscheint mir aber auch dann noch nicht möglich. Es handelt sich zweifellos um Ernährungsfaktoren. Ob aber die Quantität oder die Qualität der Nahrung ausschlaggebend ist, lässt sich anhand der vorliegenden Versuche nicht entscheiden. Auf Grund früherer Versuche neige ich mehr dazu, die Qualität als den wesentlichen Faktor anzusehen.

Sehen wir also von einem speziellen Erklärungsversuch ab, sondern betrachten wir die Ergebnisse ganz allgemein, so können wir feststellen: Mit gesetzmäßiger, stufenweiser Abänderung der Umweltbedingungen ändert sich die Höhe der Prozentsätze an weiblichen Imagolarven in einer bestimmten, regelmäßigen Weise. Für die verschiedenen Umweltstufen ist jeweils eine bestimmte Größenordnung des Prozentsatzes charakteristisch. Die Fortpflanzungsweise der paedogenetischen weiblichen Larven hängt demnach von den Umweltbedingungen ab. Die weiblichen Larven

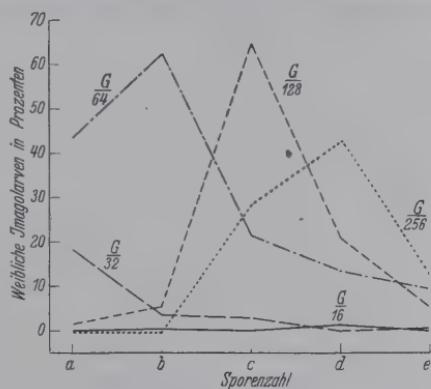


Abb. 1. Abhängigkeit der Imagolarven-Prozentsätze von der Sporeanzahl bei verschiedenen Nährösungskonzentrationen.

besitzen die erbliche Reaktionsnorm, auf die Einwirkung einer bestimmten Außenfaktorenkonstellation mit der Ausbildung eines bestimmten Prozentsatzes an Imagines zu reagieren, bzw. an Tieren, die sich paedogenetisch fortpflanzen. Unsere Abbildung ist eine graphische Darstellung dieser Reaktionsnorm der Fortpflanzungsweise.

Eine genaue Kenntnis dieser Reaktionsnorm erscheint mir wichtig für die Lösung weiterer Fragen der cyclischen Sexualität. Einmal zur Prüfung der Möglichkeit, daß die Reaktionsnorm der Fortpflanzungsweise in verschiedenen Generationen einer Linie oder zu verschiedenen Zeiten eine verschiedene sein könnte. Diese Möglichkeit wurde bisher bei der Versuchsanordnung immer berücksichtigt, aber nicht speziell geprüft. Zum anderen kann man nach einer genauen Feststellung der Reaktionsnorm einer Linie Vergleiche mit anderen Linien versuchen. Bisher erstreckten sich meine Untersuchungen nur auf eine einzige reine Linie.

20. Herr Dr. H.-J. ELSTER (Langenargen a. B., Institut für Seenforschung der K. W. G.):

Über die Rolle der Eisekrete bei der Befruchtung der Echinoideen¹.

Die Eier vieler Echinodermen, einer Anzahl mariner Anneliden, Mollusken und Tunicaten sondern im Seewasser ein Sekret ab, das auf die arteigenen Spermatozoen eine aktivierende und vielfach auch agglutinierende Wirkung ausübt. Diese Agglutination der Spermatozoen ist reversibel und nicht toxisch. Am eingehendsten hat sich F. R. LILLIE mit diesen Eisekreten befaßt und sie in seiner bekannten »Fertilizin«-Theorie in den Mittelpunkt des ganzen Befruchtungsprozesses gestellt: Danach bewirkt das »Fertilizin« sowohl die im Experiment zu beobachtende reversible Agglutination der Spermatozoen als auch die Aktivierung des Eies bei der Befruchtung und bei der künstlichen Parthenogenese. Das Sperma soll durch das »Fertilizin« gewissermaßen selbst befruchtet werden müssen, wenn die Reaktion bei den Gameten normal verlaufen soll.

Gegen diese Theorie sind von neueren Autoren eine Reihe Bedenken geltend gemacht worden. Inwiefern aber die Eisekrete

¹ Die Untersuchungen wurden in der Zoologischen Station zu Neapel durchgeführt.

das Zustandekommen der Befruchtung bedingen oder begünstigen, ist indessen noch nicht klar entschieden.

Um Einblick in diese Verhältnisse zu gewinnen, wurde zunächst versucht, bei Bastardierungsexperimenten mit Echinoideen die Spermatozoen im Befruchtungsschälchen der Wirkung des arteigenen Eisekretes auszusetzen. Verwendet wurde die Kombination *Paracentrotus lividus*-♀ × *Arbacia pustulosa*-♂. Die *Arb.*-Spermatozoen reagieren auf das *Par.*-Eisekret entweder gar nicht oder werden in ihrer Bewegung eher noch beeinträchtigt. In normalem Seewasser wurden zumeist weniger als 1% der *Parac.*-Eier befruchtet. Bei Zusatz von *Arb.*-Eiwasser in einer Konzentration, die deutlich Agglutination der *Arb.*-Spermatozoen bewirkte, stieg die Befruchtungsziffer (B.Z.) in manchen Fällen auf über 40%.

Nun wurde versucht, die für die Steigerung des Befruchtungserfolges optimale Konzentration des zugesetzten Eisekretes (= Eiwasser) zu bestimmen. Die Experimente zeigten übereinstimmend, daß bei Verdünnungen, die in einer stark milchigen Sperma-Suspension keine Agglutinationserscheinungen hervorzurufen vermochten, die B.Z. im Vergleich zu Versuchen in reinem Seewasser nur sehr unbedeutend oder gar nicht erhöht wurde. Erst bei Konzentrationen, die Sperma-Agglutination bewirkten, stieg die B.Z. stark an, hielt sich bei weitersteigender Konzentration zunächst auf gleicher Höhe und fiel in einigen Fällen bei den stärksten Konzentrationen wieder ab.

Es erhebt sich nun die Frage, ob das Sperma durch die Einwirkung des Eiwassers in seiner Befruchtungsfähigkeit dauernd verändert wird oder ob die Wirkung nur eine vorübergehende ist. Die Entscheidung wurde herbeigeführt durch Versuche, deren Anordnung und Ergebnisse Tab. 1 an einem Beispiel zeigt: Die

Tabelle 1.
(*Paracentrotus lividus*-♀ × *Arbacia pustulosa*-♂.)
(% befruchteter Eier.)

Zusatz → Zeit ↓	A: Reines Seewasser		B: 10 ccm Seewasser + 0,5 ccm Eiwasser			C: Seewasser + NaOH (100 + 2)		
	a	b	a	b	c	a	b	c
0 Min.	1	40	27	31	33	28	14	7
5 Min.	0	2	42	14	5	23	9	4
30 Min.	1	2	38	7	1	23	10	3
1 Std.	1	0	27	15	1	16	9	5
3 Std.	0	1	29	13	2	10	13	5
6 Std.	1	1	23	13	1	1	3	0

Eier eines *Parac.*-Weibchens wurden gleichmäßig auf eine größere Zahl Boverischälchen verteilt und mit diesem Material in verschiedenen Zeitabständen Befruchtungen unter verschiedenen Bedingungen durchgeführt. Wurden die Befruchtungen in normalem Seewasser (Versuchsreihe A) mit unvorbehandeltem *Arb.*-Sperma (a) durchgeführt, so blieb während der ganzen Versuchsdauer der Befruchtungserfolg unbedeutend. Wurden aber zu Beginn des Versuches der Sperma-Aufschwemmung (20 ccm) 2 Tropfen stark agglutinierendes *Arb.*-Eiwasser zugesetzt (Versuchsreihe Ab), so schnellte die B.Z. unmittelbar nach der Vermischung des Sperma mit dem Eiwasser auf 40 empor, war jedoch bereits nach 5 Minuten wieder auf 2 gesunken und hielt sich von da an auf gleicher Höhe wie in der Versuchsreihe Aa. Das gleiche wiederholte sich bei Verwendung noch stärkerer Eiwasser-Konzentrationen. In der Versuchsreihe B wurde das Eiwasser (0,5 ccm + 10 ccm Seewasser) direkt in die Befruchtungsschälchen überführt, so daß die Spermatozoen erst im Moment der Vermischung mit den Eiern agglutiniert wurden. In dieser Versuchsreihe bei Verwendung unvorbehandelter Spermatozoen (Ba) blieb die B.Z. während der ganzen Versuchsdauer stark erhöht. Wenn jedoch zu Beginn des Versuches auch dem Sperma arteigenes Eisekret zugesetzt worden war (Bb und Bc), so war auch in dieser Versuchsreihe bereits nach 5 Minuten die B.Z. stark gefallen. Bei der schwächeren Konzentration (Bb, 20 ccm Sperma-Suspension + 2 Tropfen Eiwasser) blieb jedoch die B.Z. im Vergleich zur Versuchsreihe Aa deutlich erhöht, während sie in der Versuchsreihe Bc (20 ccm Sperma + 0,5 ccm Eiwasser) nach 30 Minuten auf dasselbe Niveau wie Aa gefallen ist. Analoge Versuche mit unvorbehandeltem und durch Eiwasser vorbehandeltem Sperma wurden in hyperalkalischem (10 ccm Seewasser + 0,2 ccm n/10 NaOH) Medium (C) und schließlich mit kombiniertem Zusatz von NaOH und Eiwasser durchgeführt. Alle diese im einzelnen mehrfach variierten Versuche zeigen übereinstimmend, daß die Erhöhung der Bastardierungsfähigkeit durch den Zusatz spermazugehörigen Eisekretes nur von kurzdauernder Wirkung und mit dem Aufhören der Sperma-Agglutination beendet ist. Ist die Agglutination des Sperma infolge zu geringer Eisekret-Konzentration unvollständig, so können sowohl neue Eisekretzusätze wie Erhöhung der Alkalinität im Moment der Befruchtung die B.Z. steigern, aber nicht im selben Ausmaß wie bei der ersten Zugabe. Ist die Agglutination dagegen annähernd vollständig gewesen, so ist

später eine Erhöhung der B.Z. durch erneute Eiwasserzugabe nicht und durch Alkalizusatz nur in sehr bescheidenem Maße möglich. Das steht im Einklang mit der bereits bekannten Tatsache, daß einmal agglutiniert gewesenes Sperma, soweit die Agglutination vollständig war, durch wiederholte Eiwasserzugaben nicht nochmals zur Agglutination gebracht werden kann.

Alle diese Versuche weisen also darauf hin, daß die Steigerung der Befruchtungsfähigkeit der Spermatozoen unter dem Einfluß des arteigenen Eisekretes auf einer Erhöhung der Agglutinationsfähigkeit beruht. Dadurch wird ein innigerer Kontakt zwischen Ei und Samenzelle ermöglicht. Die Agglutination der Spermatozoen untereinander ist dabei eine durch die hohe Sperma-Konzentration im Versuch bedingte anormale Begleiterscheinung. Die Gallerthüle der Echinoideen dürfte, wie bereits LILLIE vermutet hat, als Speicherorgan für die Sekrete fungieren, so daß die Spermatozoen erst in unmittelbarer Nähe der Ei-oberfläche die zur Erhöhung der Agglutinationsfähigkeit nötige Sekretkonzentration antreffen. Hinzu käme noch die Auslösung einer chemotaktischen Reaktion, wie sie verschiedene Autoren für Echinoideen- und Anneliden-Spermatozoen angegeben haben.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, ob die Spezifität der Befruchtung durch die Eisekrete bedingt ist. Man kann zunächst beobachten, daß bei verschiedenen Echinoideenarten die Intensität und Schärfe der Sperma-Agglutination unter dem Einfluß des arteigenen Eiwassers sehr verschieden ist. Am stärksten und heftigsten ist sie bei *Arbacia pustulosa*; wenig schwächer, aber individuell sehr variabel bei *Paracentrotus lividus*; sehr viel schwächer bei *Echinus microtuberculatus* und *Echinocardium cor-datum*, am schwächsten bzw. in vielen Fällen überhaupt nicht vorhanden bei *Sphaerechinus granularis*. Es ist dies ein Hinweis darauf, daß die Intensität der Reaktion und die Konzentration der Sekrete bei den einzelnen Arten verschieden sind. Setzt man die Spermatozoen der 5 genannten Seeigelarten der Einwirkung artfremder Echinoideen-Eisekrete aus, so findet in der Mehrzahl der Fälle entweder gar keine Reaktion oder bei hohen Eiwasser-Konzentrationen eine Herabsetzung der Beweglichkeit statt. Wo reversible Agglutination und Aktivierung beobachtet wird, ist die Reaktion schwächer und tritt zumeist erst bei höheren Sekret-Konzentrationen ein. Eine Ausnahme macht nur *Parac-*

Sperma in *Sphaer.*-Eiwasser: Selbst wenn die *Sphaer.*-Spermatozoen überhaupt nicht auf das arteigene Eisekret reagierten, wurden die *Parac.*-Spermatozoen noch bei einer Verdünnung desselben Eiwassers von 1 : 1 Milliarde agglutiniert. Daß die Annahme eines besonderen Hetero-Agglutinins, das LILLIE für Bastardreaktionen verantwortlich macht, hier nicht erforderlich ist, da die Agglutination reversibel und nicht toxisch ist, wurde bereits an anderer Stelle (ELSTER 1935)² ausgeführt. Unterschiede zwischen arteigenen Reaktionen und Bastardreaktionen sind also vorhanden: Bei den Bastardierungen findet entweder gar keine Reaktion statt, oder die Lage der Optima ist verschieden. Wie oben durch die Erhöhung der Bastard-Ziffer nach Zusatz des spermazugehörigen Eiwassers gezeigt wurde, erschweren diese Unterschiede die Bastardierung. Ob hierin aber der Hauptgrund für die Spezifität der Befruchtung liegt, erscheint fraglich, denn die angeführten Experimente zeigen uns nur das Verhalten der Spermatozoen zueinander unter dem Einfluß des Sekretes, während es bei der Befruchtung auf die Agglutination zwischen Ei und Spermatozonen ankommt. Wir kennen Fälle (*Echinus microtub.*-♀ × *Parac. lividus*-♂), bei denen fast 100-prozentiger Befruchtungserfolg trotz Fehlens jeglicher Spermareaktion eintritt, während bei anderen Kombinationen die Spermareaktion ganz normal verläuft, ohne daß auch nur ein Ei befruchtet würde (manche Versuche mit *Arbaci. pust.*-♀ × *Parac. liv.*-♂). Ferner ist bei vielen anderen Kombinationen ein Zusatz arteigenen Eiwassers fast oder ganz ohne Erfolg auf das Bastardierungsergebnis. Das deutet darauf hin, daß noch andere Faktoren mitwirken bzw. die Hauptrolle spielen.

21. Herr Dr. W. AHRENS (Zool. Inst. Jena):

Das dynamische Verhalten der Chromatinschleifen im Stadium des Buketts und das Reduktionsproblem¹.

1. Die jahrzehntelangen Auseinandersetzungen über die Form der Chromosomenpaarung haben auch heute noch keine Entscheidung über die Frage: Parasyndese oder Metasyndese herbeigeführt. Auch der Versuch, die Chromosomenpaarung ihrer

² Roux' Arch. f. Entw.-Mech. 133.

¹ An dieser Stelle erscheint nur eine kurze Inhaltsangabe, der vollständige Vortrag wird veröffentlicht im Zool. Anz.

prinzipiellen Bedeutung zu entkleiden und der Forderung nach Ubiquität des einen oder anderen Modus die Berechtigung abzusprechen, muß aus prinzipiellen Gründen als gescheitert betrachtet werden, solange nicht der empirische Beweis für die Realisation beider Formen einwandfrei erbracht ist.

2. Aus einer vergleichenden Analyse des dynamischen Verhaltens des Chromatins während der somatischen Mitose und des Bukettstadiums läßt sich eine neue Auffassung der meiotischen Chromatinelemente gewinnen, die eine wahrhafte Synthese der beiden entgegenstehenden Ansichten ermöglicht.

3. Der Versuch GEITLERS, das Bukettstadium mit der Polfeldanordnung in Beziehung zu bringen, wird zurückgewiesen, ebenso die rein physikalische Erklärung des Buketts durch POPOFF. Das Bukett stellt ein Stadium *sui generis* dar, das durch eine völlige Neuordnung des Chromatins unter dem richtenden Einfluß der Centrosomen charakterisiert ist.

4. Die Längsachse somatischer Chromatinelemente zeigt während der Mitose „negative Centrotaxis“, die Längsachse meiotischer Chromatinelemente während des Bukettstadiums aber „positive Centrotaxis“. Das morphologische Bild eines Chromatinelementes gestattet also keine Voraussage hinsichtlich des physiologischen Verhaltens seiner Achse gegenüber den Centrosomen.

5. Das verschiedene dynamische Verhalten der Chromatinelemente einer somatischen Mitose und des Buketts zwingt zu einer Unterscheidung morphologischer und physiologischer Achsen. Morphologische Achsen: Längs- und Querachse; physiologische Achsen: dynamische und statische Achse. Die dynamische Achse zeigt positive, die statische Achse negative Centrotaxis.

6. Das unter 4. gekennzeichnete Verhalten hat zur Folge, daß ein Äquationsspalt in einer somatischen Mitose morphologisch als Längsspalt, im Bukett aber als Querspalt erscheinen muß.

7. Die Schwierigkeit einer einheitlichen Auffassung der meiotischen Erscheinungen, nämlich die sicher einwandfreien Beweise für Parasyndese mit der Tatsache des Querspaltes zu vereinbaren, ist damit behoben. Der reduktionellen Deutung des Längspaltes entstehen keine Schwierigkeiten, dagegen ermöglicht die neue Auffassung die äquationelle Deutung des Querspaltes.

22. Herr Dr. W. E. ANKEL (Gießen):

Die Fraßspuren von *Helcion* und *Littorina* und die Funktion der Radula.

(Mit 8 Abbildungen.)

Vorderkiemerschnecken, die auf algenbewachsenen Flächen weiden, hinterlassen dort Fraßspuren (Abb. 1), deren Form und Entstehung ich für *Helcion pellucidum* bereits früher geschildert habe (ANKEL 1929, 1936). Die Fraßspuren von *Littorina littorea* sehen denen von *Helcion* bei Be- trachtung mit unbewaffnetem Auge sehr ähnlich.



Abb. 1. *Helcion pellucidum*. Fraßspur an einer Aquarienwand; Vergrößerung nach einem Naturselbstdruck. Vorliegende Vergr. 1,5fach.

Bei mikroskopischer Untersuchung¹ hingegen sind die einzelnen »Bisse« der Radula bei *Helcion* und *Littorina* deutlich verschieden. Radulaspuren von *Helcion* sind zungenförmig zugespitzt und zeigen eine gleichmäßige Längsstreifung (Abb. 2), die von *Littorina* sind fast rechteckig und aus gitterartig verbundenen, bilateralsymmetrisch angeordneten feinen Strichen regelmäßig zusammengesetzt (Abb. 3).

Helcion, als »Balkenzüngler«, hat eine schmale Radula, die

in jeder Reihe, rechts und links von dem rudimentären Mittelzahn, drei Zwischenzähne mit dunkelbraunen, kräftigen Schneiden aufweist (Abb. 4). Die ebenfalls vorhandenen Randzähne haben keine Schneiden und spielen bei der Weidetätigkeit als Werkzeug keine Rolle (in Abb. 4 sind sie nicht sichtbar).

¹ Es gelingt, den Algenbewuchs von Aquarienscheiben, an denen Schnecken geweidet haben, durch geeignete Färbungen lichtundurchlässig zu machen und dann davon Kontaktabzüge auf Gaslichtpapier herzustellen. Diese Kopien zeigen die Fraßspuren zunächst als Negativ, schwarz auf weiß, lassen aber jede weitere Verarbeitung wie die Herstellung von Positiven und Vergrößerungen zu. Auf der mikroskopischen Untersuchung so gewonnener Unterlagen beruhen die hier mitgeteilten Befunde, nach ihnen wurden die Abbildungen 1, 2, 3 und 8 hergestellt.

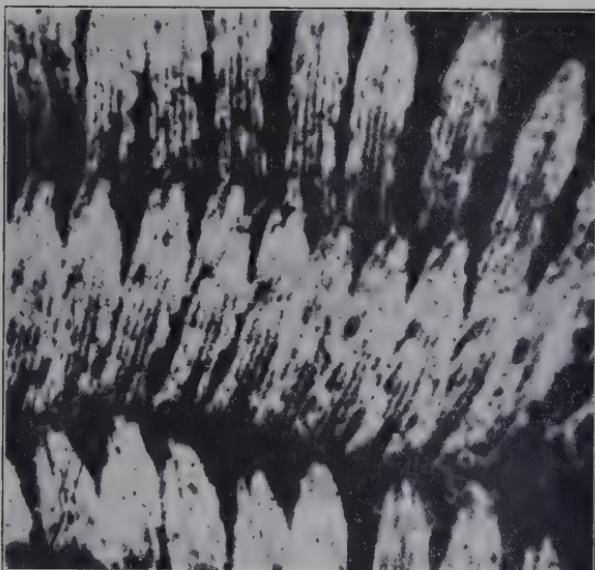


Abb. 2. *Helcion pellucidum*. Teilstabschnitt aus der in Abb. 1 gezeigten Fraßspur, stärker, 26fach vergrößert. Man sieht in jedem »Biss« die parallelen Streifen und kann meistens die Sechszahl feststellen.

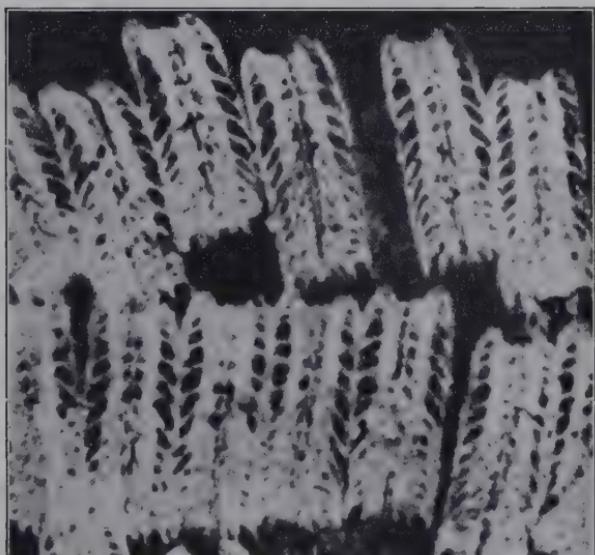


Abb. 3. *Littorina littorea*. Teilstabschnitt aus einer Fraßspur, stärker, etwa 26fach, vergrößert. Vor allem in der oberen Reihe ist der kennzeichnende Linienverlauf innerhalb jedes »Bisses« gut sichtbar.

Die Freßtätigkeit bei *Helcion* setzt sich aus zwei Bewegungen zusammen, die zu einem einheitlichen Geschehen verbunden sind: Der Bewegung der Radula und der Bewegung des ganzen Radulaknorpels.

Die Bewegung der Radula hat Ähnlichkeit mit der eines Transportbandes über eine feste Rolle. Abwechselnd wird dabei, über der Unterlage des Radulaknorpels, das vordere Ende der Radula nach unten geschoben (Senkung) und wieder zurückgezogen (Hebung). Nur während der Hebung wird gefressen: Das Tier setzt dabei die Radula mit einer weit nach vorne vorgeschobenen Stelle dem Untergrunde auf.

Die unterhalb liegenden Zähne ziehen alsdann nacheinander, von unten nach oben kommend, an dieser Stelle vorbei.

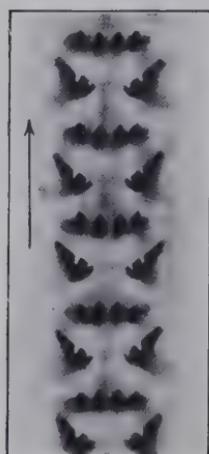
Bei ruhendem Radulaknorpel würden alle vorbeigezogenen Zähne ein und denselben Fleck des befressenen Untergrundes bearbeiten. So liegt aber der Fall hier nicht: Durch eine langsame Bewegung des Radulaknorpels wird vielmehr die arbeitende Radulastelle gleichzeitig über den Weidegrund von unten nach oben hinweggeführt. Jeder infolge der Drehbewegung an die Arbeitsstelle kommende Zahn trifft also auf einen neuen, und zwar weiter nach oben gelegenen

Abb. 4. *Helcion pellucidum*. Isolierte Radula in Alkohol. Teilabschnitt. Pfeil: Arbeitsrichtung. Vergr. etwa 52fach.

Platz des Weidegrundes. Die Spuren der nacheinander eintreffenden und nacheinander arbeitenden Zähne liegen infolgedessen auf der befressenen Fläche übereinander.

Während der Freßbewegung ändern bei *Helcion* die Radulazähne ihre gegenseitige Stellung nicht. Eine Beweglichkeit ist schon durch die breiten, viereckigen Grundplatten ausgeschlossen, mit denen die Zähne auf der Basalmembran befestigt sind.

Die parallelen Streifen der Fraßspur von *Helcion* (vgl. Abb. 2) finden demnach durch die mechanischen Gegebenheiten zwangsläufig ihre Erklärung: An günstigen Stellen (vgl. Abb. 2, obere Reihe!) läßt sich stets feststellen, daß sechs Streifen gebildet werden, die parallelen Spuren der parallel bewegten sechs Zwischenzähne (vgl. Abb. 4!). Im allgemeinen sind dabei Drehbewegung der Radula und Gesamtbewegung des Radulaknorpels so aufeinander abgestimmt, daß die homologen Zähne der hintereinander ein-



greifenden Reihen eine zusammenhängende Linie bilden. Nur bei den beiden äußersten Zähnen sieht man an manchen Stellen Unterbrechungen in der Spurlinie und kann daran erkennen, daß die Zähne nacheinander den Untergrund berührt haben (vgl. Abb. 2, oben).

Helcion frißt also auf algenbewachsenen Flächen, indem es Zähne, die starr und unbeweglich mit dem Transportband der Basalmembran verbunden sind, in parallelen Bahnen über den Weidegrund zieht.

Auch bei *Littorina* setzt sich die Radulatätigkeit aus den beiden genannten Grundbewegungen von Radula und Radulaknorpel zusammen. Im übrigen aber ist die Radulafunktion eine andere als bei *Helcion*.

Littorina, als »Bandzüngler«, weist in jeder Reihe ihrer Radula sieben Zähne auf: einen Mittelzahn (M), seitlich davon je einen Zwischenzahn (Z), dem jeweils zwei Randzähne, ein innerer (R_1) und ein äußerer (R_2) Randzahn nach dem Außenrande der Radula zu folgen (vgl. Abb. 6, b).

Von diesen Zähnen sind nur M und Z mit der Basalmembran fest verbunden, so daß sie größere selbständige Bewegungen nicht ausführen können. R_1 und R_2 hingegen sind an einer schmalen Stelle ihrer Basis derart der Basalmembran aufgesetzt, daß sie über diesem Fußpunkt in weitem Bereich bewegt werden können.

Im Verlaufe des Freßvorgangs führen tatsächlich R_1 und R_2 regelmäßige und geordnete Bewegungen aus. Diese Bewegungen werden folgendermaßen verursacht:

1. Im Gegensatz zu *Helcion* ist der Radulaknorpel bei *Littorina* nicht einfach ein rundes Polster, sondern er bildet während seiner Funktion durch Muskelwirkung eine keilförmig zugespitzte Unterlage, die ihre »Schneide« der Mundöffnung zukehrt (Abb. 5). Die Radula wird infolgedessen nicht auf einer halbkreisförmigen Bahn, sondern über eine Kante hin und her bewegt.

2. Die besondere Form des Radulaknorpels führt dazu, daß die Basalmembran beim Vorbeistreichen an der Kante quer zur Längsachse geknickt wird (Abb. 5, 3) und aus einem flach konkaven in einen ausgebreiteten bzw. sogar schwach konvexen Zustand übergeht. Die Radula verhält sich hier nicht anders wie ein der Länge nach halbiert Gummischlauch, den man über eine Tischkante zieht. R_1 und R_2 richten sich dabei auf, wie das ähnlich im Modellversuch auch Stecknadeln tun würden, die man im durchschnittenen Gummischlauch in Richtung der Ränder

eingestoßen hat. Nach dem Vorbeistreichen an der Knickstelle wird die Basalmembran wieder konkav, die Zähne legen sich infolgedessen wieder nach innen zusammen.

Diese zunächst nur im Groben geschilderte Bewegung von R_1 und R_2 wird im Feineren durch gelenkartige Bildungen zwischen den Radulazähnen in bestimmte Bahnen gezwungen.

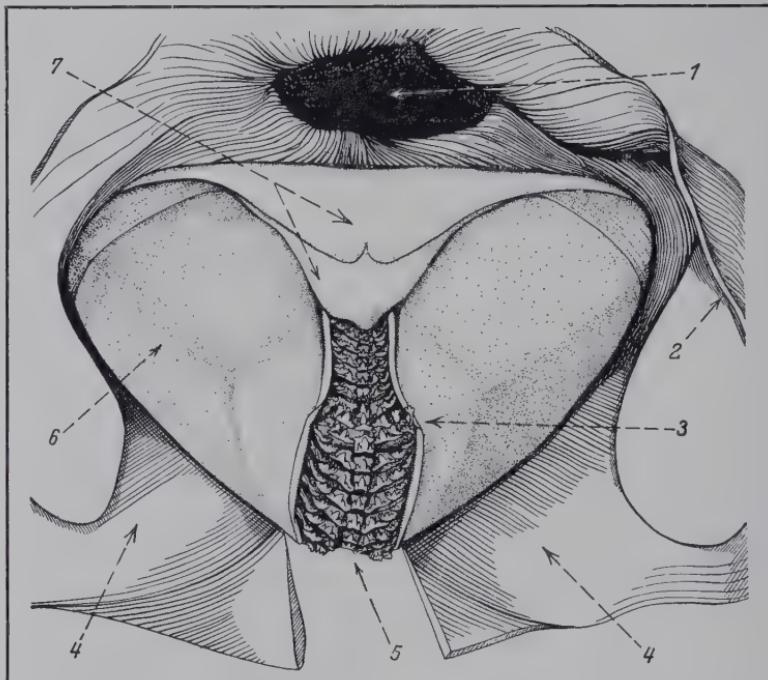


Abb. 5. *Littorina littorea*. Radulaknorpel mit Radula *in situ* von vorne. Zur Gewinnung des Präparates wurde die Mundhöhle vorne, oben und unten eröffnet. Halbschematisch, vorliegende Vergrößerung etwa 26fach.

1 Eingang in den Oesophagus, 2 Schnittlinie des oberen Mundhöhlendaches, 3 Knickstelle der Radula, 4 Boden der Mundhöhle, 5 unteres, freies (ältestes) Ende der Radula, 6 Kante des Radulaknorpels, 7 zungenförmige Abdeckung des Radula-Austrittes.

Z hat an seinem schmalen, nach außen gewandten Rande einen gabelartigen Ausschnitt, durch den der untere, stielartige Fortsatz von R_1 hindurchtritt. Leistenartige Verdickungen an R_1 gewährleisten genaue Führung dieses Zahns in der Gabel während der Aufrichtungsbewegung (Abb. 6, 7). Auch die Form des Fußabschnittes von R ist von Bedeutung für dessen Bewegungsbahn, ohne daß das im einzelnen hier schon näher erklärt werden könnte.

Im Gesamtbild vollzieht sich die Radulaarbeit von *Littorina* folgendermaßen: Die Radula wird über die Kante des Radula-

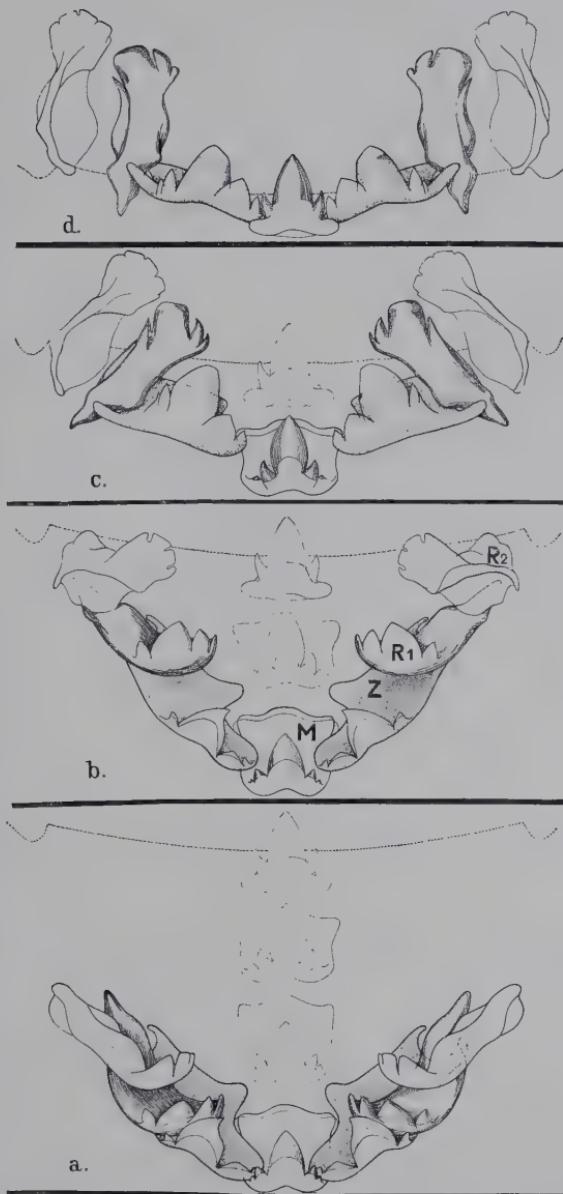


Abb. 6. *Littorina littorea*. Veränderungen der Zahnstellungen auf der Radula bei Annäherung an die Knickstelle (gestrichelte Linie oben) in vier herausgegriffenen Phasen. a Ruhestellung, b R_2 ist im Begriffe, sich aufzurichten und infolgedessen in der Verkürzung zu sehen. R_1 hat sich aus Z nach oben herausgeschoben. c Z wird in die Ebene der Knickstelle gekippt, R_1 und R_2 richten sich auf. d R_1 und R_2 in Arbeitsstellung. Auf der anderen Seite der Knickstelle erfolgt wenig später die Zusammenlegung zur Ruhelage (a) rückwärts über die gleichen Phasen wie c und b. Halbschematisch. Vergr. etwa 132fach.

knorpels hin und her bewegt. Das freie untere Ende der Radula wird dabei entweder zur Knickstelle hin gehoben (Hebung) oder es wird wieder von ihr entfernt (Senkung). Die Zähne R_1 und R_2 des jeweiligen Radula-Abschnittes, der, von unten kommend, sich der Knickstelle nähert, beginnen aus einer »Ruhelage« (Abb. 6a) sich aufzurichten und erreichen nach wenigen Schritten (Abb. 6b, c) am First der Kante angelangt, die »Arbeitsstellung« (Abb. 6d). Von dieser Stellung aus arbeiten R_1 und R_2 in der

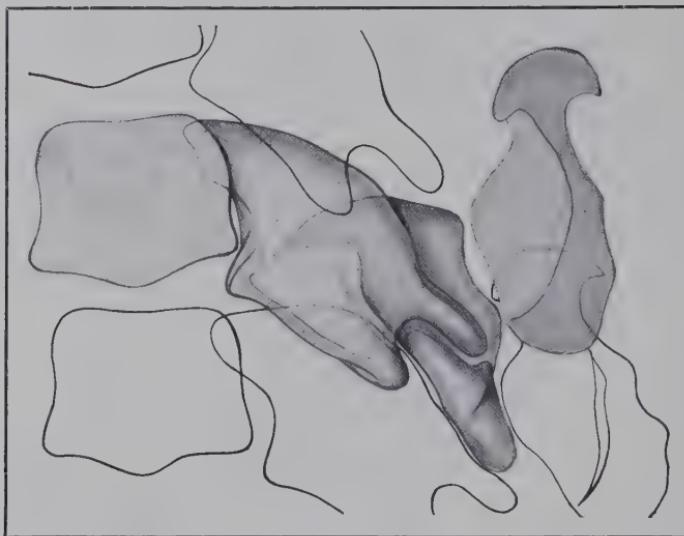


Abb. 7. *Littorina littorea*. Gelenkartige Verbindung zwischen Z und R_1 , von der Rückseite der Radula gesehen. Von links nach rechts: M , Z , R_1 und R_2 . Die Lage von M und Z in der vorhergehenden und folgenden Reihe angedeutet. Vergrößerung etwa 300fach.

Tat: Wenn sie sich nämlich nunmehr infolge der Radulabewegung von der Knickstelle wieder entfernen, streben sie der ursprünglich eingenommenen Ruhelage zwangsläufig wieder zu und wiederholen in umgekehrter Reihenfolge die gleichen Bewegungen wie vor der Knickstelle. Während sich R_1 und R_2 umlegen und zusammenschieben, beschreiben ihre Spitzen Bahnen über den Untergrund, die von außen nach innen führen. Ihre Zacken und löffelartig aufgebogenen Kanten reinigen dabei den Untergrund von Bewuchs und schieben das abgeschabte Gut vor sich her. Diese Tätigkeit von R_1 und R_2 spielt sich bei jeder neuen Reihe auf neuem Grunde ab: Denn während an der Knickstelle eine Zahnreihe nach der anderen sich aufrichtet, arbeitet und wieder verschwindet, wird gleichzeitig der Zungenknorpel von der Schnecke von unten

nach oben über den Weidegrund geführt. Diejenigen Zähne der Radula, die dem freien (und ältesten) Ende am nächsten liegen, zeichnen entsprechend ihre Bahn am weitesten oben in der Gesamtspur ab.

Während der Rückwärtsbewegung (Senkung) berührt die Radula den Weidegrund nicht, sie arbeitet nur während der Hebung².

Auf der Grundlage des Geschilderten wird jetzt die Fraßspur von *Littorina* verständlich: Ihre bilaterale Zeichnung entspricht dem bilateralen Bau der Radula; die Mittellinie wird durch die zarte und fast stets zusammenhängende Spur der nacheinander einsetzenden *M*-Zähne gebildet. Gerade, schräg zur Mittellinie verlaufende Linien hinterlassen beiderseits die *R₁*-Zähne, deren Führung in der Gabel von *Z* einen kurvenförmigen Verlauf der Zahnspitze nicht zuläßt. Gebogen sind hingegen, nach nur anfänglich auf kurzer Strecke geradem Verlauf, die Spuren der beiden *R₂*-Zähne, die dadurch dem Fraßbild von *Littorina* das charakteristische Gepräge geben. Unklarheiten der Spur vor allem gegen das obere Ende hin sind vielleicht auf den stärkeren Abnutzungsgrad der hier eingesetzten Zähne, vielleicht auch auf die Anhäufung abgeschabten Materials zurückzuführen. Im übrigen ist zu bedenken, daß die Feinheit der entstehenden Zeichnung überhaupt von der Beschaffenheit (Teilchengröße!) des befressenen Aufwuchses abhängig ist; die einzelnen Zacken von *R₁* z. B. kommen in den beobachteten Fällen überhaupt nirgends zu getrennter Ausprägung. Für *Z* kann eine Spur vorläufig nicht sicher zugewiesen werden; vielleicht hinterläßt dieser Zahn nur zu Beginn des »Bisses« einen Eingriff (vgl. Abb. 8b)³.

Die beiden Fraßspuren von *Helcion* und *Littorina* zeigen im Vergleich die sehr viel gründlichere Arbeit des Radula-Apparates bei *Helcion*, der kaum Reste von Bewuchs zwischen den gereinigten Stellen stehen läßt. Weniger streng an das Weiden auf algenbewachsenen Flächen scheint demgegenüber *Littorina* an-

² Der Freßvorgang verläuft am lebenden Tier so schnell, daß er durch einfache Beobachtung nicht, allenfalls mit Hilfe einer Zeitlupe, verstanden werden könnte; doch lassen herauspräparierte und überlebende Schlundköpfe die Bewegung stark verlangsamt eine Zeitlang sehr schön verfolgen.

³ Zusatz bei der Korrektur: Mit Hilfe eines verbesserten Verfahrens ist es mir unterdessen gelungen, auch die Spuren der großen Zacke von *Z* als kurze, schräg zur Mittellinie gerichtete Eingriffe zu finden; ferner ließ sich feststellen, daß *R₁* mindestens zwei, stellenweise anscheinend sogar drei getrennte Spuren hinterläßt, die den Zacken dieses Zahns entsprechen.

gepaßt, in deren Fraßspur breite Flecke von Aufwuchs stehen bleiben. Allerdings ist die Radula von *Littorina* auch an der algenbewachsenen Felswand ein brauchbares Werkzeug, doch ist anzunehmen, daß sie erst auf den Schlickflächen des Watts ihre volle Verwendbarkeit zeigt und jedenfalls ist sie im Gebrauch vielseitiger als die von *Helcion*. Die verschieden enge

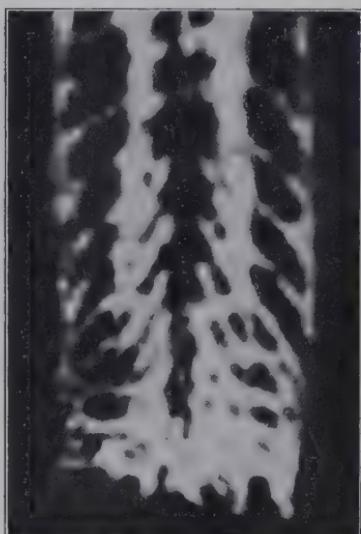


Abb. 8a. *Littorina littorea*. Fraßspur wie in Abb. 3, ein einzelner Biß stärker (etwa 65fach) vergrößert. Photographie.

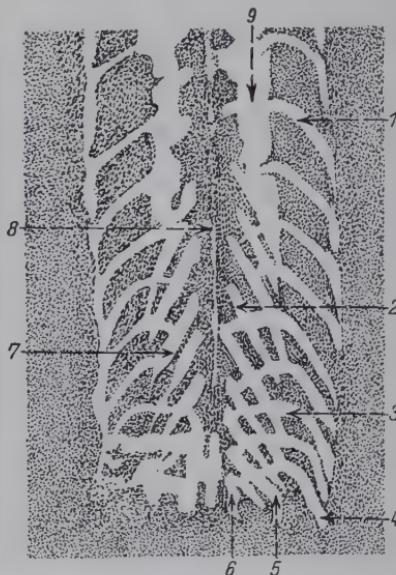


Abb. 8b. Dieselbe Photographie wie in a, zur Verdeutlichung überzeichnet. 1, 3, 4 Spur von R_4 ; 2, 5 Spur von R_1 ; 6 mutmaßliche Spur von Z ; 7 Spur von R_1 mit dünnem Anfangsteil; 8 Spur von M ; 9 nicht näher auflösbarer Abschnitt im oberen Teil der Spur.

Bindung der beiden Arten an einen bestimmten Biotop findet also auch in der verschiedenen Funktionsweise der Radula ihren Ausdruck.

Im Vorstehenden konnte aus dem bisher so vernachlässigten Gebiet der Radulafunktion nur ein kleiner, wenn auch wichtiger Teilabschnitt in Kürze behandelt werden. Der gesamte Freßvorgang von *Littorina* soll an anderer Stelle geschildert werden.

Literatur:

ANKEL, W. E., Fraßspuren eines Meeresschnecke. Natur u. Museum 59 (1929). — Ders., Prosobranchia. Tierwelt der Nord- u. Ostsee. Herausgegeben von Grimpe. IX, b1 (1936).

23. Herr Prof. OTTO MATTES (Marburg):

**Zur Frage der Wirtsauffindung der Parasiten
auf Grund experimenteller Untersuchungen
an Leberegelmiracidien.**

Das Zustandekommen der Infektion ist bei vielen Parasiten von dem Zusammentreffen einer ganzen Reihe von Einzelumständen und -vorgängen abhängig. Der Parasit kann dabei eine mehr oder weniger aktive Rolle spielen. Die im Wasser ausschlüpfenden Schwärmlarven (Miracidien) des großen Leberegels, *Fasciola hepatica*, suchen bekanntlich den für ihre Weiterentwicklung in Frage kommenden Zwischenwirt aktiv auf und bohren sich in das Gewebe ein, um dann im Innern des Schneckenkörpers ihre Weiterentwicklung durchzumachen. Nach neueren Untersuchungen ist anzunehmen, daß die Larvenentwicklung dieses Trematoden außer in dem Hauptzwischenwirt *Galba truncatula* nur noch in wenigen anderen, nahe verwandten Schneckenarten vor sich gehen kann. Der Infektionsvorgang ist zwar im großen ganzen seit langer Zeit bekannt, wie er jedoch im einzelnen zustande kommt, d. h. wie die Miracidien gerade den für sie richtigen Zwischenwirt aufzufinden vermögen, ob sie dabei von einem chemischen Sinn geleitet werden, ob ihnen ein Unterscheidungs- und Auswahlvermögen zukommt, oder ob auch andere Organismen wahllos angegangen werden, über alle diese Fragen liegen bisher keine Untersuchungen vor.

Die Auffindung des richtigen Zwischenwirtes wird in der Literatur auf eine den Miracidien eigene positive Chemotaxis zurückgeführt. Dieser naheliegende Erklärungsversuch geht auf LEUCKART zurück. Er vermutete, daß spezifische Reizstoffe der Wirtsschnecke sich im Wasser ausbreiten und die Miracidien auf Grund einer positiven Chemotaxis mit Hilfe dieser Stoffe zu dem Zwischenwirt hinfinden. Danach müßte den Miracidien eine Art Witterungsvermögen und ein feineres Unterscheidungsvermögen zukommen. Meine Untersuchungen, über die ich hier einen vorläufigen kurzen Bericht gebe, bestätigen diese Annahmen keineswegs.

Zur Klärung des Vorganges wurden verschiedene Untersuchungsmethoden angewandt. Vor allem galt es, das Verhalten der Miracidien während der Schwärzzeit genau zu untersuchen. Die Schwärzzeit dauert unter normalen Bedingungen kaum länger als 12–24 Stunden. Wenn während dieser Zeit kein ge-

eigneter Zwischenwirt gefunden wird, stirbt das Miracidium ab. Während der Schwärmezeit tritt keine Ruhepause in der Bewegung ein, Nahrungsaufnahme findet keine statt. Alle Lebensäußerungen sind auf die Wirtsauffindung gerichtet.

Eine wesentliche Rolle spielt hierbei die den Miracidien eigen-tümliche Bewegungsart. Sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Eikapsel setzt die ruhelose, sehr schnelle Fortbewegung ein. Diese geht nicht geradlinig vor sich, sondern durch Steuerbewegungen des Hinterkörpers in zickzack- oder wellenförmigen Bahnen. Die Richtungsänderungen erfolgen in kurzen unregelmäßigen Zeit-intervallen, und zwar unabhängig von vorhandenen Hindernissen auch im freien Wasserraum. Die Beobachtungen wurden nicht nur in Versuchsgefäßen vorgenommen, sondern auch im natürlichen Lebensraum. Es zeigte sich, daß infolge der geschilderten zwangsläufigen Suchbewegung in sehr kurzer Zeit der ganze zur Verfügung stehende Wasserraum durchkreuzt wurde.

Die Untersuchung des Lichtsinnes, die an anderer Stelle ausführlicher erörtert werden soll, ergab eine ausgesprochen positive Phototaxis. Durch den hochentwickelten Lichtsinn — die Miracidien besitzen ein verhältnismäßig kompliziert gebautes Lichtsinnesorgan — wird zweifellos die allgemeine Raumorientierung erleichtert. Aber auch schon beim Schlüpfen aus der Eikapsel, die meistens im Bodenschlamm des Gewässers eingebettet liegt, werden die Larven infolge der positiven Phototaxis zum Licht hin, also ins freie Wasser, wo die Wirtsschnecken sich aufhalten, hingeleitet. In ähnlicher Weise dürfte sich die durch Zentrifugierversuche festgestellte negative Geotaxis auswirken.

Wichtig für die Auffindung des Zwischenwirtes ist ferner die typische Verhaltensweise der Miracidien gegenüber den toten und lebenden Körpern, auf die sie während des Umherschwärms treffen. Beim Berühren eines Hindernisses führt das Vorderende des Miracidium Tastbewegungen aus. Das weitere Verhalten ist offenbar abhängig von der Oberflächenbeschaffenheit des betreffenden Körpers. Bei fester glatter Oberfläche, z. B. von Steinen oder Glas, schwimmen die Miracidien meistens unmittelbar nach der ersten Berührung wieder ab, bei weicher rauer Oberfläche, z. B. von Holz und Pflanzenblättern, dauert die Prüfung gewöhnlich etwas länger, auch ein kurzer Bohrversuch schließt sich gelegentlich vor dem Wiederabschwimmen an. Bei solchen Prüfbewegungen mögen auch chemische Sinneswahrnehmungen mit entscheidend sein.

Besonders aufschlußreich waren die Versuche mit einer Reihe von Tierarten. Es wurden solche ausgewählt, die häufiger im natürlichen Lebensraum der Miracidien vorkommen. Und zwar wurde das Verhalten der Miracidien geprüft gegenüber verschiedenen Wurmarten (Regenwurmarten, *Lumbriculus*, *Tubifex*, Planarien), Insektenlarven (besonders Chironomiden-Larven), *Hydra*-Arten und Schneckenarten (*galba truncatula*, verwandte *Limnaea*-Arten, andere Wasserschnecken und Landschnecken).

Der normale Einbohrungsvorgang bei *Galba truncatula* spielt sich in folgender Weise ab. Wenn das Miracidium beim Umherschwärmen auf eine Wirtsschnecke trifft, so folgt die übliche Prüfbewegung mit dem Vorderende. Gewöhnlich nach mehrmaligem kurzen Wiederabschwimmen folgt ein erster Bohrversuch, dem meist an benachbarten Stellen noch einige folgen, bis dann das Miracidium sich endgültig festsetzt und sich durch das Epithel einbohrt. Die interessanten Einzelheiten dieses Vorganges werden in der ausführlichen Veröffentlichung geschildert werden, ebenso die Versuche, die zeigten, daß bei Anwesenheit des Zwischenwirtes nichts im Verhalten der Miracidien darauf hindeutete, daß eine Anlockung durch Reizstoffe der Schnecken erfolgt. Bei den verwandten *Limnaea*-Arten spielt sich der Vorgang in gleicher Weise ab.

Die Versuche mit den anderen Schneckenarten und den anderen genannten Tierarten erbrachten eine eindeutige Antwort auf die Frage, ob eine Anlockung durch spezifische Reizstoffe erfolgt und ob den Miracidien ein Unterscheidungs- und Auswahlvermögen verschiedenen Tierarten gegenüber eigen ist. Alle zu den Versuchen herangezogenen Tierarten wurden von den Miracidien angegangen, nachdem eine Berührung erfolgt war. Aber in keinem Fall gelang es den Miracidien, in das Innere dieser Tiere einzudringen. Die Versuche mit den Planarien und Süßwasserpolypen waren am eindrucksvollsten. Trafen die Miracidien auf eine Planarie, so traten meist bei den ersten Prüfbewegungen oder Bohrversuchen die Giftsekrete der Planarienhaut in Funktion. Wenn die Schädigungen (Verquellung des Miracidienepithels und Lähmungserscheinungen) zunächst nur schwach waren und es den Miracidien gelang, nochmals abzuschwimmen, so ließen sie nicht etwa ab von den Planarien, sondern wiederholten die Bohrversuche sofort an einer anderen Stelle, bis sie infolge der Schädigungen bewegungsunfähig wurden, zu Boden sanken und abstarben. Die Aggressivität der Miracidien ist derart, daß sie ein sehr günstiges Mittel zum Studium der Wirkungs-

weise der Turbellarienhautdrüsen darstellen¹. Die Versuche mit den *Hydra*-Arten führten zu einem entsprechenden Ergebnis. Auch hier versuchten die Miracidien vergeblich sich einzubohren. Erfolgte das Ansetzen zufällig an einer von Nesselkapseln freien Stelle, so wurden die Bohrversuche mitunter stundenlang erfolglos fortgesetzt. Schließlich sanken die Larven ermattet zu Boden. In den meisten Fällen aber wurden sie gleich bei den ersten Bohrversuchen durch explodierende Nesselkapseln getroffen. So lange sie noch schwimmfähig waren, wiederholten sie sofort an einer benachbarten Stelle den Versuch, um schließlich durch die Nesselkapseln mehr oder weniger stark gelähmt abzusterben.

Bei den anderen Versuchstieren, die keine derartigen Abwehrorgane besitzen, dauerten die Bohrversuche meist bis zur Ermattung der Miracidien. Ein vorzeitiges Ablassen von dem untauglichen Objekt fand nur verhältnismäßig selten statt. Es wurde in keinem Fall, auch nicht bei den zarthäutigen Regenwürmern, ein Gelingen der Bohrversuche beobachtet.

Warum die Bohrversuche bei allen Versuchstieren außer den *Limnaea*-Arten nicht zum Ziele führten, obwohl sie von den Miracidien bis zur Ermattung stundenlang fortgesetzt wurden, konnte durch eine eingehende Untersuchung des normalen Bohrvorganges und des Baues des Bohrapparates festgestellt werden. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden. Der komplizierte Bohrmechanismus zeigt eine weitgehende Anpassung an die Epithelverhältnisse der Wirtsschnecken. Die Ausmaße des Bohrrüssels und der als Saugplatte dienende Vorderteil der Miracidien entsprechen z. B. denen der Epithelschicht. Auch die Kleb- und Bohrsekrete zeigen offenbar spezifische Anpassungen an das Gewebe dieser Schnecken. Hierdurch ist es verständlich, wenn die energischen Bohrversuche bei anderen Tierarten erfolglos bleiben.

Die Auffindung und die scheinbare Auswahl des Zwischenwirtes kommt also auf ganz andere Weise zustande, als man bisher vermutet hat. Die Larven werden weder durch positive Chemoskaxis zum Zwischenwirt hingeleitet, noch besitzen sie ein feineres Unterscheidungsvermögen, was ihnen erlaubte, den »richtigen Wirt« herauszufinden. Vielmehr kommt die Auffindung des zuständigen Zwischenwirts zustande durch das erblich festgelegte Verhalten der Larven (Suchbewegung, Einbohrtrieb) und eine weitgehende Anpassung des Bohrapparates an die besondere Beschaffenheit des Wirtsorganismus.

¹ MATTES, O., Über die Wirkungsweise und Bedeutung der Turbellarienhautdrüsen. Z. Morphol. Ökol. Tiere **24** (1932).

24. Herr Dozent Dr. WILLI KUHL (Frankfurt a. M.) und Dr. HANS FRIEDRICH-FREKSA (Tübingen):

**Richtungskörperbildung und Furchung des Eies
sowie das Verhalten des Trophoblasten
der weißen Maus. (Film.)**

(Mit 14 Abbildungen.)

Zur Untersuchung von *in vitro* gezüchteten Säugetierkeimen ist der Film aus mehreren Gründen ein geeignetes Forschungsmittel. Der Hauptvorteil des Films, den einzelnen Versuch einer wiederholten Betrachtung zugänglich zu machen, kommt hier bei der Umständlichkeit jedes einzelnen Experimentes besonders zur Geltung. Ferner wird es möglich, im Laufbild Relativbewegungen der einzelnen Teile von Drehungen des ganzen Keimes auf einen Blick zu unterscheiden, worüber die unmittelbare Beobachtung keine sichere Entscheidung zu treffen vermag. Schließlich gestattet die Anwendung der Zeitraffung Vorgänge zu analysieren, die sich der gewöhnlichen Beobachtung grundsätzlich entziehen, wie z. B. die Granulabewegung des Plasma.

Der auf der Tagung der Zoologischen Gesellschaft vorgeführte Zeitrafferfilm über Entwicklungsvorgänge am Ei der weißen Maus umfaßt den Bereich der ersten 5 Tage der Embryonalentwicklung bis zur Implantation des Eies in den Uterus. Während die ersten Furchungen des Säugetiereies an anderen Objekten (beim Kaninchen LEWIS und GREGORY, FROMMOLT, beim Affen HARTMAN) schon gefilmt wurden, erfolgt die Darstellung der Richtungskörperbildung, der beiden Vorkerne sowie das Verhalten der Trophoblasten hier zum ersten Male.

Die einzelnen Entwicklungsstadien wurden unter sterilen Bedingungen aus den Fimbrien oder dem Ovidukt herauspräpariert, die späteren Stadien aus dem Uterus ausgespült. Die Keime wurden dann meist in Mäuseplasma übertragen und mit einem Tropfen Mäuseplasma in Meerschweinchenplasma zusammen mit Ovidukt- oder Uterusgewebe von der Maus in Deckglaskultur gezüchtet. Die Plasmagerinnung wurde durch Heparin (PROMONTA oder SCHERING-KAHLMBAUM) den jeweiligen Anforderungen entsprechend geregelt.

Aufnahmetechnik: LEITZ, Mikrozeitrafferkamera nach W. KUHL. Das Mikroskop wurde in einen Heizschränk mit elektrischer Temperaturregung eingebaut. Raffung: 2,12 Aufnahmen pro Minute, was einer 452,8fachen Beschleunigung bei normaler Vorführungsgeschwindigkeit entspricht. Alle Aufnahmen (mit Ausnahme der letzten Bildfolge) wurden mit der gleichen Raffung durchgeführt. Der Film wurde am privaten Filmforschungslaboratorium von Dr. W. KUHL am Zoologischen Institut in Frankfurt a. M. gedreht. Der Reichsstelle für den Unterrichtsfilm (Hochschulabteilung) gebührt besonderer Dank

für die Gewährung von Filmrohmaterial und für die Stellung einer technischen Assistentin. Ebenso danken wir ganz besonders der Jubiläumsstiftung der Tübinger Universität, die durch Gewährung eines Forschungsstipendiums an Dr. H. FRIEDRICH-FREKSA die Vorarbeiten zur Entwicklung einer Technik zur Gewinnung und Züchtung der Keime bei der Maus ermöglichte¹.

Der Film enthält 14 Bildfolgen. Seine Gesamtlänge beträgt 296 m. Das ergibt eine Ablaufzeit von 16,0 Minuten (bei einer

Vorführ-Frequenz von 16 Aufnahmen pro Sek.) und entspricht einer ursprünglichen Zeitdauer der gefilmten Vorgänge von genau fünf Tagen.

1. Primärfollikel der weißen Maus (7,70 m): im optischen Schnitt ist das unreife Ei in der Mitte zu sehen (Abb. 1a), das Ei plasma

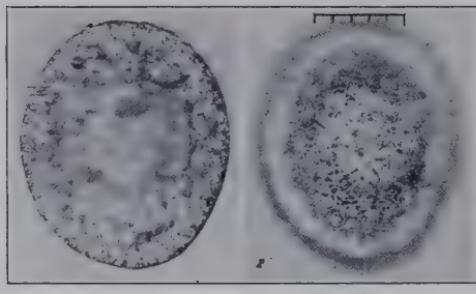


Abb. 1a, b. Primärfollikel. (1 Teilstrich der Skala entspricht auf allen Bildern $1/100$ mm.)

ist noch frei von Granula, der Kern zu erkennen; im Aufsichtsbild (Abb. 1b) sind die einzelnen Follikelzellen zu erkennen, deren Zellinhalt lebhafte Bewegung zeigt.

2. Das unbefruchtete Ei nach dem Follikelsprung mit anhaftenden Follikelzellen (2,50 m): Beim unbefruchteten Ei (Abb. 2) ist die Kernmembran im Leben noch zu erkennen, während sie bei den Furchungsstadien unsichtbar wird. Im Innern des Kernes tritt der große Nucleolus hervor. Das Aussehen der Granula des unbefruchteten Eies unterscheidet sich wesentlich von dem des befruchteten Eies und der Furchungsstadien. Das Plasma ist hyaliner, fast homogen mit nur relativ wenigen großen im Leben grünlich leuchtenden Granula ausgestattet. Sie zeigen fast keine Bewegung trotz der starken Raffung, ebenfalls im Gegensatz zum befruchteten Ei.



Abb. 2. Ei nach Follikelsprung mit anhaftenden Follikelzellen.

¹ Zu größtem Dank bin ich Herrn Dr. med. habil. F. WIND (in München) verpflichtet, bei dem ich im Institut Prof. HAFFNERS in Tübingen die Methodik der Gewebezüchtung erlernte und mit dem ich zusammen die ersten Versuche ausführte. F.

3. Richtungskörperbildung beim unbefruchteten Ei (51,87 m): Mehrere Stunden nach dem Follikelsprung haben sich die Follikelzellen vom Ei gelöst. Explantiert man solche Eier, so bilden sie nach drei bis fünf Stunden die Richtungskörper aus. Normalerweise tritt die Richtungskörperbildung meist nur nach dem Eindringen des Spermatozoon ein. Die Explantation wirkt hier also als Anreiz zur Eireifung. Bemerkenswerterweise wird dann aber später, wie sich in vier Versuchen übereinstimmend zeigte, der erste größere Richtungskörper wieder vom Ei verschluckt. (In einem Falle konnte anschließend noch eine parthenogenetische Teilung zum Zweizellenstadium beobachtet werden.)

Die dem Film entnommenen Bilder 3a-f zeigen im einzelnen folgendes:

In Abb. 3a ist noch die Kernmembran und der große Nucleolus zu erkennen, in 3b ist der Kern aufgelöst, die Richtungsspindel ist andeutungsweise sichtbar (rechts). Im Laufbild hebt sich die Region der Spindel durch lebhaftere Granulabewegung deutlich vom übrigen Eiplasma ab. Kurz bevor der Richtungskörper ausgestoßen wird, zieht sich das Ei an einer Seite von der Zona pellucida zurück (Abb. 3c) und stößt in den frei gewordenen Raum dann anschließend den ersten Richtungskörper aus (Abb. 3d). Hierauf wird ohne deutliche Bewegungen der Eizelle der wesentlich kleinere zweite Richtungskörper abgestoßen (Abb. 3e, unterhalb des ersten Richtungskörpers). Das letzte Bild (Abb. 3f) zeigt das Ei unmittelbar nach dem Verschlucken des Richtungskörpers, das im Laufbild mit einem plötzlichen Ruck erfolgt.

4. Stadium mit männlichem und weiblichem Vorkern (4,45 m): Die Kernmembran der Vorkerne ist nicht zu erkennen, sondern nur die großen Nucleolen im Innern der Kerne. Hervorzuheben ist, daß auch der

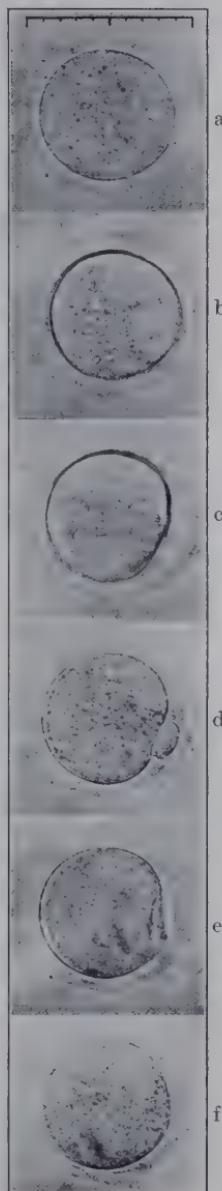


Abb. 3a-f. Richtungskörperbildung beim unbefruchteten Ei.

männliche Vorkern einen großen Nucleolus ausbildet (Abb. 4, links unten). Vom Nucleolus des weiblichen Vorkerns ist in der Abb. 4, rechts oben, nahe beim Richtungskörper, nur eine etwas hellere Region zu sehen, da er nicht in gleicher Ebene mit dem scharf eingestellten männlichen Vorkern liegt. Im weiblichen Vorkern sind gewöhnlich vier und mehr kleinere Nucleolen vorhanden.



Abb. 4. Männlicher und weiblicher Vorkern.

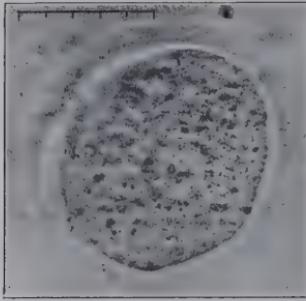


Abb. 5. Männlicher und weiblicher Vorkern dicht vor der Vereinigung.

5. Vorkernvereinigung (15,33 m): Die Vorkernvereinigung nimmt etwa 10–12 Stunden in Anspruch. Abb. 5 zeigt beide Vorkerne dicht beieinander, wiederum sind nur die großen Nucleolen sichtbar. Im Film ist bei dieser Bildfolge das Verhalten des großen Richtungskörpers besonders hervorzuheben; man sieht ihn mit spannerraupenartigen Bewegungen von einem Pol des Eies zum anderen herumkriechen. Während

a) im Laufbild diese Verschiebung des Richtungskörpers ohne weiteres zu erkennen ist, lässt sich bei der unmittelbaren Beobachtung nicht mit Sicherheit beurteilen, ob nicht vielleicht das Ei als Ganzes sich gedreht hat.

b) 6. Erste Teilung (4,38 m): Nach der Vorkernvereinigung (Abb. 6a) kommt es bei der Maus gewöhnlich nicht zur Ausbildung eines Ruhekernes wie beim Kaninchen, sondern die erste Teilung setzt anschließend ein (Abb. 6b).

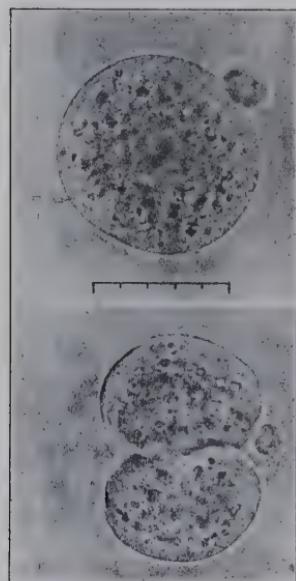


Abb. 6a, b. Erste Teilung.

7. Teilung vom Zwei- zum Vierzellen-Stadium (35,00 m): In dieser Bildfolge wurde besonderer Wert auf die Veränderung der Nucleolen vor und nach der Teilung gelegt. Deshalb ist nur auf die obere Zelle scharf eingestellt. Abb. 7a zeigt vier Nucleolen im oberen Blastomer; in Abb. 7b sind zwei Nucleolen größer, zwei kleiner geworden, in Abb. 7c sind die beiden größeren miteinander verschmolzen. Daraufhin löst sich der Nucleolus auf (Abb. 7d) und nun setzt sofort die Teilung ein (Abb. 7e). Unter lebhaften Gestaltveränderungen der Zelloberfläche (Abb. 7f) wird zunächst ein Drei-Zellenstadium erreicht (Abb. 7g), dem durch baldige Teilung des anderen Blastomers (Abb. 7h) das Vier-Zellenstadium folgt (Abb. 7i). Die Nucleolen treten in den Zellen wieder auf (Abb. 7i, j).

8. Teilung vom Zwei- zum Vierzellen-Stadium bei stärkerer Vergrößerung (31,30 m): Bei einer weiteren bei stärkerer Vergrößerung aufgenommenen Teilung vom Zwei- zum Vierzellen-Stadium erfolgen die Zell- und Kernveränderungen in übereinstimmender Weise (Abb. 8a-d).

9. Abrundung des Keimes nach dem Acht-Zellenstadium (66,35 m): Der in dieser Bildfolge dargestellte Keim wurde auf dem Achtzellenstadium entnommen und gelangte vom Zehn-Zellenstadium ab zur Aufnahme. Mit den weiteren

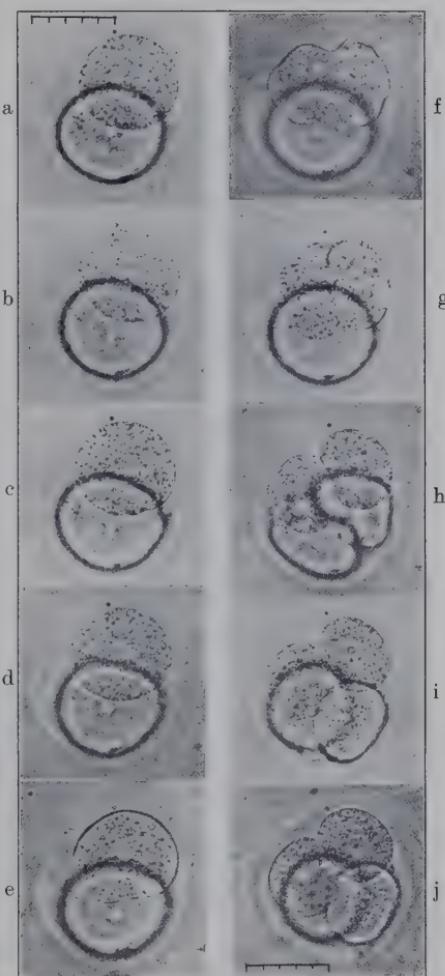


Abb. 7a-j. Teilung vom Zwei- zum Vierzellenstadium.

Teilungsschritten (Abb. 9b, c) erfolgt eine zunehmende Abrundung des Keimes, bis nach Erreichung des 16-Zellenstadiums von den Zellgrenzen nichts mehr zu erkennen ist. Hiermit wird das für den lebenden Keim sehr charakteristische Stadium der Abb. 9d erreicht. Hingegen sind die in Lehrbüchern und auf Tafeln wiedergegebenen »morula-ähnlichen« Bilder bereits entstellte Keime,

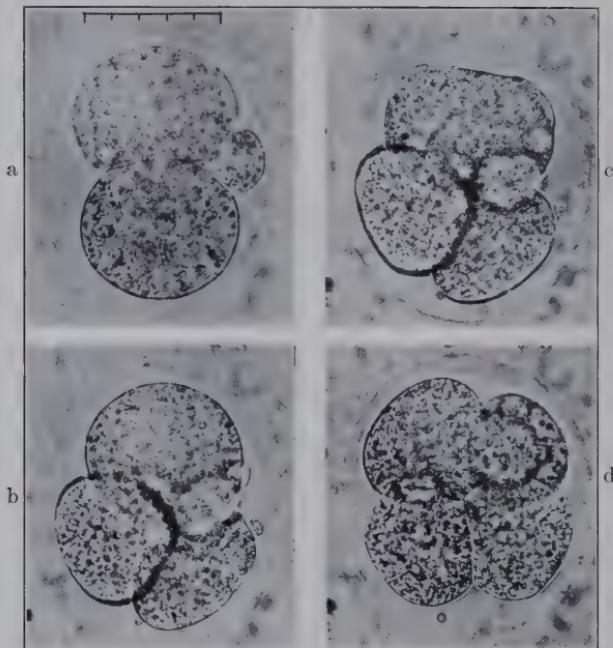


Abb. 8a-d. Teilung vom Zwei- zum Vierzellenstadium bei stärkerer Vergrößerung.

die durch Abrundung der Einzelzellen infolge einer Schädigung des Keimes entstehen (s. a. Bildfolge 11). Bei den Furchungs-teilungen des Säugetierkeimes ist noch zu beachten, daß sie nicht synchron erfolgen.

10. Frühes Trophoblast-Stadium (11,25 m): Am oberen Ende (Abb. 10) ist die Anlage des Embryonal knotens zu erkennen. Im Laufbild zeigt der Keim von Zeit zu Zeit Kontraktionen, auf die wieder eine allmähliche Ausdehnung erfolgt.

11. Trophoblast-Stadium, das zu einem früher für normal gehaltenen »Morula-Stadium« entartet (12,55 m): Abb. 11a zeigt den Keim unmittelbar nach der Explantation. Innerhalb von drei Stunden degenerierte dieses Trophoblast-

Stadium zu einem »Morula-Stadium«, wie es die Abb. 11b und 11c darstellen. Dieser Vorgang wurde im Laufbild festgehalten, weil Bilder wie Abb. 11c häufig für normal ausgegeben wurden.

12. Schwesterkeim aus gleichem Tier wie Bildfolge 11, mit normaler Entwicklung (31,20 m): Dieses Stadium wurde vor dem Keim

der Bildfolge 11 aus dem gleichen Muttertier entnommen und a gelangte vor dem anderen in den Brutschrank. Es weist im Gegensatz zur Bildfolge 11 normales Verhalten auf. Die einzelnen Zellen kugeln sich hier nämlich nicht ab, hingegen dehnt sich der Keim als Ganzes stark aus, wie

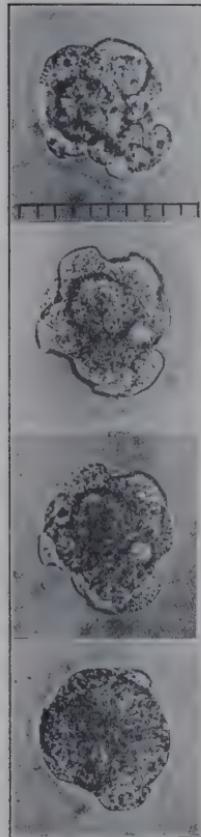


Abb. 9a-d. Abrundung des Keimes nach dem Achtzellenstadium.



Abb. 10. Trophoblast-Stadium mit Embryonalknoten am oberen Ende.

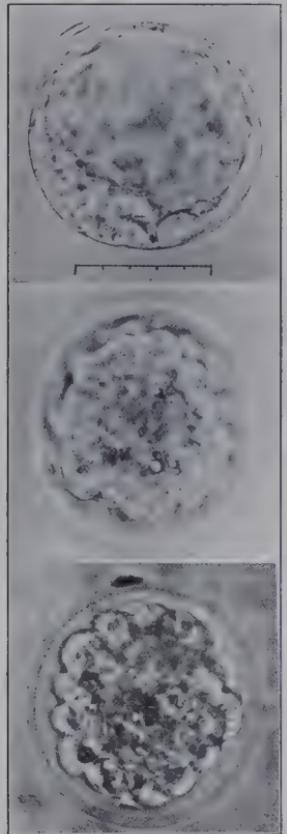


Abb. 11a-c. Trophoblast-Stadium, das zu einem früher für normal gehaltenen »Morula-Stadium« entartet.

ein Vergleich der Abb. 12a und 12b erweist. Abb. 12c gibt eine Oberflächeneinstellung wieder, bei der rechts unten der Embryonalknoten zu sehen ist. Auch bei diesem Trophoblast-Stadium sind im Laufbild leichte rhythmische Größenschwankungen mit Wechsel von Ausdehnung und Zusammenziehung erkennbar.

13. Trophoblast-Stadium mit gesprengter Zona pellucida (20,11 m): Die alte Angabe von SOBOTTA, daß das Mäuseei schon vom Vier-Zellenstadium ab die Zona pellucida verliert,

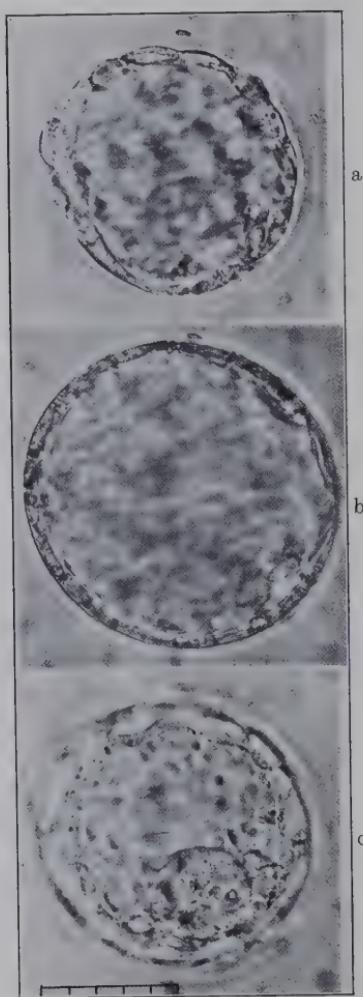


Abb. 12a-c. Schwesterkeim aus gleichem Tier wie in Abb. 11; normale Entwicklung.

a

b

c

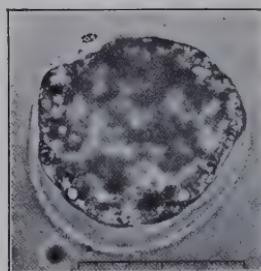


Abb. 13. Trophoblast-Stadium; Zona pellucida links oben gesprengt.

a

b

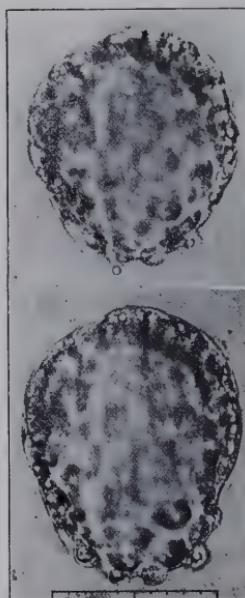


Abb. 14a-b. Vom Vierzellen-Stadium ab bis zum Trophoblast gezüchteter Keim, am vierten Tag aus der Zona pellucida herausdrängend.

erweist sich bei der Lebendbeobachtung nicht als stichhaltig. Sie ist wohl daraus zu erklären, daß die Zona im fixierten Präparat nach dem Vierzellen-Stadium nicht mehr deutlich zu erkennen ist; im Leben tritt sie aber, wie die bisherigen Bilder zeigen, deut-

lich hervor. Die Sprengung der Zona erfolgt erst auf dem Trophoblast-Stadium infolge der starken Ausdehnung des Keimes. Abb. 13 zeigt am linken oberen Rande die Sprengungsöffnung.

14. Trophoblast-Stadium beim Heraustreten aus der Zona pellucida (2,18 m): Dieser Keim wurde vom Vierzellen-Stadium ab gezüchtet. Am vierten Tage nach der Explantation konnte die Sprengung der Zona pellucida unter dem Mikroskop beobachtet werden. Sofort nach der Sprengung kontrahierte sich der Keim in Bruchteilen von Sekunden auf etwa ein Drittel seines Durchmessers. Mehrere Stunden danach hatte er sein ursprüngliches Volumen wieder erreicht und drängte nun aus der vorher geschaffenen Öffnung heraus. Dieses Hervortreten des Keimes aus der gesprengten Zona wurde gefilmt. Abb. 14a zeigt unten den Beginn des Durchtritts. Hier wölben sich an dem von der Zona freigegebenen Spaltraum einzelne Zellen hervor. In Abb. 14b ist zu sehen, wie sich der Keim schon viel weiter aus der Öffnung herausgearbeitet hat. Hiermit ist zugleich der Nachweis erbracht, daß der Keim aus eigenen Kräften ohne Mitwirkung des mütterlichen Organismus seine Eihülle zu sprengen vermag.

25. Herr Prof. R. WETZEL (Berlin):

**Neuere Ergebnisse über die Entwicklung
von Hühnerbandwürmern.**

(Aus dem Institut für veterinärmedizinische Parasitologie und Zoologie
der Universität Berlin.)

(Mit 2 Abbildungen.)

Die vermehrte Geflügelhaltung hat in Deutschland, wie auch anderwärts, zu einer gewaltigen Verbreitung der verschiedenen Geflügelbandwürmer geführt. Unserer Volkswirtschaft erwachsen daraus ganz erhebliche Schäden. Die Verluste bestehen nicht nur darin, daß einzelne Tiere abmagern und verenden. Selbst schwächer, klinisch nicht in Erscheinung tretender Bandwurmbefall führt zu einer erheblichen Minderung der Leistungen (Frohwüchsigkeit, Fleisch- und Legeleistung) und zu einem starken Mehrverbrauch an teurem Kraftfutter. Die therapeutische Bekämpfung der Hühnerbandwürmer ist z. T. unbefriedigend. Dies veranlaßte mich, Untersuchungen über die deutsche Zwischenwirtfauna der

wichtigsten Hühnerbandwürmer durchzuführen, um so vielleicht eine Grundlage für die Vorbeuge und Bekämpfung zu erhalten. Wir haben bis jetzt die Arten *Raillietina cesticillus*, *Davainea proglottina*, *Choanotaenia infundibulum*, *Hymenolepis carioca* und den Taubenbandwurm *Raillietina bonini* experimentell bearbeitet. Nachstehend werden einige dabei gemachte Beobachtungen zusammengefaßt.

1. Verhalten der mit dem Kot ausgeschiedenen Bandwurmglieder.

Die mit Bandwürmern behafteten Hühner scheiden mit ihrem Kot Bandwurmglieder aus. Bei den Arten *R. cesticillus*, *D. proglottina*, *Choanotaenia infundibulum* und *R. bonini* wandern die Proglottiden alsbald von dem Kothaufen fort. Wird der frisch abgesetzte proglottidenhaltige Kot auf eine angefeuchtete Grasnarbe gebracht, so finden sich die freien Glieder in 1–2 Stunden an den umstehenden Grashalmen. Der Mechanismus der Bewegung ist ähnlich der sogenannten Spannerbewegung, also eine Kombination von Stoß und Zug. Die in Ruhe befindliche Proglottide hebt die eine Körperhälfte von der Unterlage ab und streckt sie unter leichtem Hin- und Herschwanken vor. Darauf fällt der ausgedehnte Abschnitt auf die Unterlage zurück und der restliche Körper wird unter Anschwellen des vorher langgestreckten Teiles nachgezogen. Die Ortsbewegung geht mehr oder weniger geradlinig vor sich. Die Geschwindigkeit der wandernden Proglottiden ist verhältnismäßig groß. Ins Zentrum von konzentrischen Kreisen auf feuchtes Fließpapier gesetzte Proglottiden bewegten sich annähernd geradlinig peripher vorwärts und legten dabei in 18 Minuten 7–9 cm zurück. Die Beschaffenheit des Untergrundes ist für die Ortsbewegung von großer Bedeutung. Feuchter Untergrund, wie feuchtes Fließpapier, feuchte Erde, von Tau benetzte Gräser, beschlagenes Glas begünstigten die Bewegung. Es wurden dabei Entfernungen bis über 10 cm zurückgelegt. Auf trockener Unterlage dagegen wanderten die Glieder kaum.

Bei den Versuchen über die Bewegungsgeschwindigkeit war aufgefallen, daß die Mehrzahl der ins Zentrum gesetzten Proglottiden immer nach der Fensterseite zu wanderten. Um den Einfluß des Lichtes auf die Bewegung zu prüfen, wurden Proglottiden ins Zentrum einer völlig abgedunkelten Schale auf feuchtes Fließpapier gesetzt. Ließ man durch einen Sektor des Deckels Licht in die Schale eintreten, so wanderten stets fast alle

Proglottiden nach der belichteten Seite. Demnach scheint das Licht als Reiz bei der Auswanderung aus dem Kot eine Rolle zu spielen.

Das Fortwandern vom Kothaufen führt die Proglottiden an günstige Stellen, wo sie leicht von den entsprechenden Zwischenwirten aufgenommen werden können. Damit wird gleichzeitig angedeutet, daß die Zwischenwirte keine coprophagen Tiere sind. Bei *Hymenolepis carioca* und *Amoebotaenia sphaenoides* dagegen wandern die abgestoßenen Glieder nicht. Hier ergaben sich Dungkäfer und Regenwürmer als Überträger.

2. Die Zwischenwirte.

Die Ergebnisse der Untersuchungen über die Zwischenwirtsfauna lassen eine ausgesprochene Wirtsspezifität vermissen. Für *R. cesticillus* sind in U. S. A. von CRAM und JONES (1928–32) verschiedene Käfer als Überträger ermittelt worden, von denen nur der Dungkäfer *Aphodius granarius* bei uns in Deutschland heimisch ist. Unsere Versuche mit 41 verschiedenen deutschen Käferarten haben nur Angehörige der Laufkäferfamilie Carabidae, Unterfamilie Harpalinae als geeignete Zwischenwirte ergeben. Der Entwicklungskreis konnte mit folgenden 13 Käfern geschlossen werden: *Calathus fuscipes*, *Calathus ambiguus*, *Calathus erratus*, *Poecilus cupreus*, *Pterostichus niger*, *Pterostichus nigrita*, *Pterostichus vulgaris*, *Amara aenea*, *Amara familiaris*, *Amara apricaria*, *Zabrus tenebrioides*, *Harpalus tardus* und *Bradyellus collaris*.

Für *D. proglottina* ermittelten wir außer den von GRASSI und ROVELLI (1892) angegebenen Nacktschnecken *Limax cinereus*, *L. flavus* und *Agriolimax agrestis* noch *Arion empiricorum*, *A. hortensis*, *A. circumscriptus*, *A. intermedius* und die Schnirkelschnecken *Cepaea hortensis* und *C. nemoralis*. Als praktisch wichtigster Überträger ist in Deutschland wegen der großen Verbreitung wohl *Agriolimax agrestis* anzusprechen.

Für *Choanotaenia infundibulum* wird von GRASSI und ROVELLI (1892) sowie von GUTBERLET (1916) die Stubenfliege als Zwischenwirt angegeben. JOYEUX (1921) fand außerdem noch *Geotrupes sylvaticus* als geeigneten Überträger. Die Stubenfliege dürfte in Deutschland kein praktisch wichtiger Zwischenwirt sein. Bei der ungeheuren Verbreitung der Fliegen müßte der Bandwurm viel häufiger in unseren Geflügelbeständen vorkommen. Damit in Einklang stehen unsere Fütterungsversuche an über 100 ex ovo gezüchteten Stubenfliegen. Es gelang nur in etwa 20 % der Fälle,

Cysticercoide zur Entwicklung zu bringen; auch war die Zahl der entstandenen Blasenwürmer stets nur gering. Dagegen konnten wir durch Verfüttern von Proglottidenmaterial an die zur Familie Carabidae gehörenden Breithalsläufer oder Kreiselkäfer *Calathus erratus*, *C. ambiguus* und *C. fuscipes* bei rund 85% der Tiere Cysticercoide erhalten. Sie zeigten dabei fast ausnahmslos einen Massenbefall. Der Kreislauf konnte ebenfalls mit dem Dungkäfer *Aphodius fimetarius* und in Bestätigung der Versuche von JOYEUX mit *Geotrupes silvaticus*, *G. stercorarius* und *G. vernalis* geschlossen werden. Ich glaube daher, daß nicht die Stubenfliege, sondern die genannten Käfer bei uns in Deutschland die praktisch wichtigsten Zwischenwirte für *Choanotaenia infundibulum* darstellen.

Von *Hymenolepis carioca* erhielten wie die Cysticercoide in dem Dungkäfer *Aphodius fimetarius* und in *Geotrupes stercorarius*.

Für den Taubenbandwurm *R. bonini* ergaben sich die Nacktschnecken *Agriolimax agrestis*, *Arion hortensis* und die Schnirkelschnecken *Cepaea hortensis*, *C. nemoralis* als Zwischenwirte.

3. Die Bildung des Cysticercoid.

Die Umwandlung der Oncosphaere in das Cysticercoid verläuft bei allen von mir untersuchten Bandwurmarten grundsätzlich gleich. Bei den Schnecken erfolgt die Bildung der Cysticercoide an der Außenwand des Darmkanals, bei den Käfern immer in der freien Leibeshöhle. Die von den Zwischenwirten aufgenommenen Oncosphaeren werden im Darmkanal von ihren Hüllen befreit und bohren sich durch die Darmwand hindurch. Nun folgt eine erhebliche Größenzunahme und Ausbildung eines Hohlraumes. Gleichzeitig bemerkt man eine leichte Einschnürung an der jetzt länglichen Larve. Der hakenfreie Pol differenziert sich unter mächtigem Wachstum zum Scolex mit Rostellum und Saugnäpfen. Der hakentragende Pol wandelt sich unter teilweiser Abschnürung eines unvollständigen Schwanzanhanges in einen Hohlraum, die spätere Cystenhülle, um. Das sich bildende Cysticercoid wird in den Schnecken durch eine bindegewebige Hülle umgeben. Ihre bindegewebige Natur läßt sich mit Hilfe der Azanfärbung ohne weiteres nachweisen. Bei den Käfern dagegen tritt nur eine dünne, sehr gebrechliche Adventitia auf. GRASSI und ROVELLI sowie JOYEUX haben bei der Bildung des Cysticercoids von *Choanotaenia infundibulum* keinen Schwanzanhang festgestellt. Ich kann durch meine Untersuchungen die von GUTBERLET gemachten Angaben bestätigen. Der hakentragende Pol schnürt als Schwanz-

anhang ab und liegt seitlich von dem Cysticeroid. Cysticeroid und Schwanzanhang werden von der kugeligen Adventitia des Wirtstieres umgeben (Abb. 1 und 2). Das Zerreißen der leicht zerstörbaren Adventitia trennt Cysticeroid und den Schwanzanhang. So dürfte es vielleicht zu erklären sein, daß GRASSI und ROVELLI sowie JOYEUX das Vorhandensein eines Schwanzanhanges entgangen ist. Die Entwicklungsdauer der Cysticercoide ist in erster Linie von der umgebenden Temperatur und dann auch von dem Zwischenwirt abhängig.

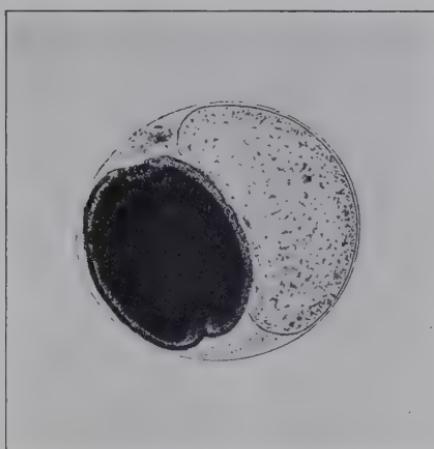


Abb. 1. *Choanotaenia infundibulum*. Reifes Cysticeroid mit seitlich davon gelegenem Schwanzanhang von der Adventitia umgeben. Vergr. 75fach.

4. Die Entwicklung im Endwirt.

Die experimentell in den Zwischenwirten gewonnenen Cysticercoide wurden an Eintagsküken verfüttert, um die praktisch wichtigen Entwicklungszeiten der verschiedenen Bandwürmer im Endwirt festzustellen. Die Praepatentperiode beträgt bei *R. cesticillus* 16–18, bei *D. proglottina* 12–18, im Mittel 14 Tage, während bei *Choanotaenia infundibulum* die Zeit bei 9 gefütterten Küken zwischen 26 und 28 Tagen schwankt. Für *Hymenolepis carioca* wurde die Praepatentperiode von 18–21 Tagen ermittelt, während für *R. bonini* die Entwicklung schon nach 10–12 Tagen abgeschlossen ist.

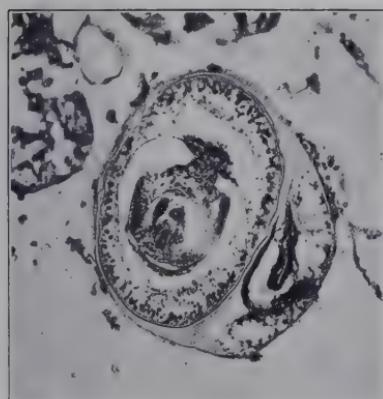


Abb. 2. *Choanotaenia infundibulum*. Längsschnitt durch Cysticeroid mit daneben liegendem Schwanzanhang. Vergr. 120fach.

Literatur:

1. CRAM, E. B., The present status of our Knowledge of Poultry Parasitism. N. Amer. Veterinarian 9 (1928) 43–51. — 2. CRAM, E. B. and JONES, M., Obser-

vations of the life histories of *Raillietina cesticillus* and *Hymenolepis carioca*, tapeworms of poultry and game birds. N. Amer. Veterinarian **10** (1929) 44–51. — 3. GRASSI, B. und ROVELLI, G., Richerche embriologiche sui Cestodi. Atti Asc. Catania **4** (1892) 15–108. — 4. GUTBERLET, J. E., Studies on the transmission and prevention of Cestode Infections in chickens. J. amer. vet. med. Assoc. **49** (1916) 218–237. — 5. JONES, M., Proc. Helminthol. Soc. Washington. J. of Parasitol. **16** (1930) 158, 164; **17** (1930) 57; **18** (1928) 307; **19** (1933) 245. — 6. JONES, M., Preliminary note on the life history of *Hymenolepis carioca*. Science **68** (1928) 512–513. — 7. JONES, M., *Aphodius granarius* (Coleoptera), an intermediate Host for *Hymenolepis carioca* (Cestoda). J. Agric. Res. **38** (1929) 629–632. — 8. JOYEUX, Ch., Cycle évolutif de quelques Cestodes. Recherches expérimentales. Bull. biol. France-Belg. Supplément **11** (1920). — 9. WETZEL, R., Zur Kenntnis des wenig gliedrigen Hühnerbandwurmes *Davainea proglottina*. Arch. Tierheilkde **65** (1932) 595–625. — 10. WETZEL, R., Der wenig gliedrige Hühnerbandwurm und seine Bekämpfung. Arch. Geflügelkde **1933**, 14. — 11. WETZEL, R., Zur Kenntnis des Entwicklungskreises des Hühnerbandwurmes *Raillietina cesticillus*. Dtsch. tierärztl. Wschr. **1933**, 465–467. — 12. WETZEL, R., Untersuchungen über den Entwicklungskreis des Hühnerbandwurmes *Raillietina cesticillus* (MOLIN, 1858). Arch. Tierheilkde **68** (1934) 221–232. — 13. WETZEL, R., Der Raubenbandwurm *Raillietina bonini* (MEQUIN, 1899) und seine Entwicklung. Arch. Tierheilkde **67** (1934) 154. — 14. WETZEL, R., Die Entwicklung der Geflügelbandwürmer und ihre Bekämpfung. Dtsch. tierärztl. Wschr. **1935**, 188–191.

26. Herr Dr. WOLF HERRE (Halle a. d. Saale):

**Untersuchungen an Hirnen von Wild-
und Hausschweinen.**

(Mit 3 Abbildungen.)

Die Veränderungen, welche der Tierkörper im Zustande der Domestikation erfährt, werden im allgemeinen wenig beachtet und doch verdienen sie eingehendes Studium. Die Domestikation ist das großartigste Experiment des Menschen mit höheren Tieren. Viele Besonderheiten des Menschen selbst erinnern an Domestikationserscheinungen der Haustiere, so daß man mehrfach den Menschen als das domestizierteste aller Geschöpfe bezeichnet hat.

Recht verschiedene Tierarten hat der Mensch in den Zustand der Domestikation überführt. Unter recht unterschiedliche Bedingungen sind diese Tierformen gekommen, aber bei allen treten ziemlich gleichartige Abwandlungen gegenüber dem Wildtyp auf. In dieser Gleichheit der Wirkung trotz verschiedenster Bedingungen und Tierformen liegt ein Kernproblem der Domestikationsforschung. KLATT (1923, 1934) hat darauf mehrfach mit Nachdruck hingewiesen.

Zu diesen gleichgerichteten Abwandlungen gegenüber dem Wildtyp gehört auch eine Verminderung der Kapazität des Hirnschädelraums beim Haustier. KLATT (1912) hat dies für primitive Hunde, Schaf (auch BOLZANO, 1924), Ziege, Schwein, Katze,

Frettchen und Kaninchen festgestellt; Untersuchungen BAHRAMIS (1926) haben ergeben, daß bei Equiden die gleichen Veränderungen eintreten. Aus solchen Kapazitätsmessungen kann der Schluß gezogen werden, daß auch das Hirn beim Haustier eine Veränderung erfährt. Aber über die Art der Umgestaltung kann nichts ausgesagt werden. Dazu müssen die Hirne selbst herangezogen werden. Das ist bisher nur für den Hund von KLATT (1921) in größerem Umfange durchgeführt worden. Es mag daher nicht unangebracht sein, wenn ich hier über Veränderungen des Schweinehirns in der Domestikation berichte.

Der Materialsammlung für Domestikationsstudien stellen sich gerade bei größeren Haustieren oft recht beträchtliche Schwierigkeiten entgegen. Diese sind vorwiegend wirtschaftlicher Art. Es ist gar nicht so einfach zu erreichen, daß allgemeine technische Verarbeitungsgepflogenheiten etwas abgeändert werden, um ein einwandfreies Material zu erhalten. Durch die Unterstützung von Herrn Professor Dr. G. FRÖLICH (Halle), Prof. Dr. F. SCHMIDT (Halle), Herrn Oberforstmeister GERICKE (Halle), Herrn Graf vom HAGEN (Möckern) und Herrn Wildhändler WILD (Höxter) ist es mir gelungen, in den letzten Jahren über 100 Schweinehirne zusammen zu bringen. Die Wildschweine stammen aus verschiedenen Gegenden Deutschlands, mir sind die Körpertonnen der Tiere bekannt und auf Grund der Zahnabnutzung konnte auch das Alter ziemlich genau abgeschätzt werden. Die Hausschweine haben alle im Tierzuchtinstitut Halle gelebt; Rasse, Abstammung, Gewicht und Alter sind genau bekannt. Wenige Tage nach dem Schlachten oder dem Abschuß wurden die Hirne herauspräpariert und einschließlich Hypophyse und der Hirnhäute gewogen, so dann kamen die Hirne mehrere Wochen in Formol und wurden schließlich in 80proz. Alkohol übertragen.

Die Untersuchungen sind noch nicht für alle Rassen abgeschlossen; ich greife daher einige Formen heraus und vergleiche zunächst grob morphologisch die Hirne des Wildschweines mit denen des veredelten Landschweines, des deutschen Edelschweines, des Berkshire- und des Middlewhite-Schweines. Besonders Berkshire und Middlewhite weichen durch eingeschlagene Profillinie und stark verkürzte aufgebogene Schnauzenpartie vom gestreckten, langen Wildschweinschädel ab; vor allem beim Middlewhite ist die Mopsköpfigkeit sehr ausgeprägt.

Wenn nun zunächst die Ergebnisse der Hirnwägungen verglichen werden sollen, erhebt sich die Frage, welcher Maßstab

als Vergleichsgrundlage herangezogen werden kann. Um die Größe eines Tieres zum Ausdruck zu bringen, wird im allgemeinen das Körpergewicht benutzt. Aber bei einem Vergleich Wildtier-Haustier liefert dieses Maß keinen brauchbaren Größenindex. Zumal beim Schwein, welches vom Menschen vornehmlich auf Fett- und Fleischleistung gezüchtet wird. Durch diese reichliche Entwicklung der Fett- und Fleischanteile erfährt das Körpergewicht Veränderungen, die es als Vergleichsgrundlage ungeeignet machen. Dazu einige Zahlen: Das Durchschnittsgewicht der erwachsenen Wildschweine beträgt bei meinem Material 56 kg; es schwankt zwischen 34 und 61 kg. Das deutsche Edelschwein wiegt aber im Durchschnitt 203 kg, bei einer Schwankung von 162 bis 281 kg. An sich ließe sich ja jedes andere Teilmaß des Körpers auf seine Verwendbarkeit als Größenindex prüfen. Mir stehen aber nur noch die Schädelmaße vollständig zur Verfügung. Auch diese erwiesen sich bisher als wenig brauchbar; die starke Verkürzung der Schnauzenpartie in der Domestikation wirkt sich ungünstig aus.

Daher wurde das Alter herangezogen. Bei Zugrundelegung dieses Maßstabes zeigte sich, daß die Hirne erwachsener Tiere keine Veränderung mehr zu erfahren scheinen. Eine Gewichtsabnahme im höheren Lebensalter konnte nicht beobachtet werden. Mit ungefähr einem Jahr können die Tiere als erwachsen gelten, und daher wurden alle mehr als einjährige Tiere zusammengefaßt. Dann ergibt ein Vergleich der Rassen:

Rasse	Anzahl	Körpergewicht	Hirngewicht	%
Wildschwein	8	56 kg 34-61	178 g 159-192	100
vered. Landschwein	9	195 kg 137-218	164 g 140-175	92
dtsch. Edelschwein	9	203 kg 162-281	157 g 140-168	88
Berkshire	9	104 kg 64-150	127 kg 120-147	71
Middlewhite	5	104 kg 76-150	125 g 105-156	70

Das zeigt: beim Haustier ist das absolute Hirngewicht geringer. Die Mopsköpfe erreichen im Durchschnitt nur 70 % des Hirngewichtes der Wildschweine. Das ist vom Alter unabhängig. Das leichteste Wildschweinhirn eines 10 Monate alten ♀ wiegt 149 g.

Eine gleichalte Middlewhitesau hat ein Hirngewicht von 105 g, auch das sind 70%. Das schwerste Wildschweinhirn einer Bache von 2,8 Jahren hat ein Gewicht von 192 g. Das Hirn der ältesten Berkshiresau von 7,10 Jahren wiegt 124 g, das sind nur 64%. Ähnliche Beispiele ließen sich für die anderen Rassen anführen. Auch das Geschlecht scheint ohne Einfluß auf das Hirngewicht zu sein. Noch stärker ist diese Verminderung des Hirngewichtes in der Domestikation ins Auge fallend, wenn das relative Hirngewicht berechnet wird, also Hirngewicht im Verhältnis zum Körperegewicht. Dazu nur einige absolute Zahlen: eine 281 kg schwere Edelschweinsau hat ein Hirngewicht von 168 g, ein fast gleich schweres Hirn von 169 g hat eine Wildschweinbache von nur 46,5 kg Körperegewicht.

Wie wirkt sich diese Gewichtsabnahme in der Form des Hirnes aus? Dazu sei zunächst eine kurze Darlegung der Morphologie und des Furchenverlaufes des Wildschweinhirnes vorangeschickt, wobei zunächst eine Beschränkung auf die Außenfläche der Großhirnhemisphären als wichtigsten Hirnteil erfolgen soll. Die länglichen Großhirnhemisphären liegen in der Mediane dicht nebeneinander, so daß in der Ansicht von oben die Mittellinie gerade erscheint. Nasal ist das Hirn ziemlich breit, schräg abgestutzt, manchmal in der Mitte etwas ausgezogen. Lateral biegt die Hirnbegrenzung recht scharf nach hinten, und es vollzieht sich dann eine geringe Verbreiterung, die im hinteren Drittel die höchsten Werte erreicht. Das Hinterende erscheint stumpf-bis spitz-eiförmig. In der Seitenansicht steigt das Wildschweinhirn vorn \pm steil an, die obere Profillinie ist deutlich gewölbt, fällt hinten gerundet nach unten ab, wo eine starke ventrale Ausbuchtung vorhanden ist. Nun steigt die Hirnbegrenzung wieder an bis zu einem scharfen Knick, von dem ab die Grundlinie fast gerade nach vorn zieht.

In diese Form ist das Furchensystem eingefügt. Die mannigfachen Vertiefungen lassen sich auf ein recht einfaches Schema zurückführen (FLATAU-JACOBSON 1899). An der Stelle, wo die untere Begrenzung die tiefste Einbuchtung zeigt, liegt als eine stets deutliche Furche die Fissura Sylvii, welche schräg nach hinten ansteigt. Caudal davon erkennt man wechselnd deutlich die Ectosylvia. Stets markant spannt sich über die Sylvia als weiter Bogen, der nach vorn einen Fortsatz entsendet, die Suprasylvia, von der mannigfache Nebenfurchen abzweigen, deren Verlauf unregelmäßig ist. Neben der Hirnmitte befindet sich ein

unterbrochener Bogen, der nasal von der Coronalis und caudal von der Lateralis gebildet wird. Neben der Lateralis nach außen die Ectolateralis, selten als zusammenhängende Furche, nach der Mitte die Entolateralis. Zwischen Lateralis und Coronalis schiebt sich die Cruciata ein, deren einer Schenkel nach vorn zieht und hier gegabelt endet, der andere erstreckt sich zur Suprasylvia. Zwischen Cruciata und Suprasylvia befindet sich die Nebenfurche.

Im einzelnen ist die Variation in Form und Furchenverlauf nicht unbeträchtlich. Darauf kann hier nicht ausführlich eingegangen werden. Es ist hervorzuheben, daß die Grundformen stets sicher erkennbar sind. Wohl kann die obere Profillinie manchmal etwas weniger gebogen, die hintere untere Ausbuchtung etwas weniger stark sein, in der Ansicht von oben mag die seitliche Begrenzung etwas gestreckter sein, aber im wesentlichen bleiben sich die Proportionen gleich. Das gilt auch für den Furchenverlauf. Auch mit zunehmendem Alter kann ich keine regelmäßigen Veränderungen erkennen. Die Proportionen am Hirn des jungen Tieres sind die gleichen wie beim alten. Besonders lehrreich ist eine Reihe von 18 Edelschweinhirnen vom neugeborenen bis zum 6,6 Jahre alten Tier. Die Neugeborenen weisen die gleichen Formunterschiede, die gleichen Proportionen wie die Alten auf, sie zeigen die gleichen Variationen wie diese, und auch der Furchenverlauf und die Größe der durch die Furchen gegebenen Hirnabschnitte ist dieselbe. Vielleicht ist die Furchung beim Jungtier etwas deutlicher. Das ist auch bei den anderen Rassen zu erkennen, bei denen die Altersreihe nicht so vollständig ist. Auch einen Einfluß des Geschlechtes konnte ich nicht feststellen. Diese Feststellungen sind wichtig, denn sie berechtigen zu der Annahme, daß die nun zu erörternden Veränderungen der Hausschweine nicht auf Geschlechts- oder Alterseinflüsse zurückgeführt werden können, oder mit der geringeren Größe der Hausschweinhirne, die in den geringeren Gewichten Ausdruck findet, in Zusammenhang zu bringen ist.

Wenn wir zunächst die Hirne der Hausschweine (Abb. 1) insgesamt den Wildschweinhirnen gegenüberstellen, so sind besonders in der Seitenansicht beträchtliche Unterschiede erkennbar. Der hintere Abschnitt des Hirnes erfährt bei allen Hausschweinen eine Erniedrigung. Diese ist in den absoluten Werten erkennbar und tritt auch bei Berechnung der hinteren Hirnhöhe in Prozent der Hirnlänge hervor. Man erhält folgende Zahlen:

Wildschwein	Dtsch. Edelschwein	Berkshire	Middlewhite
48,5%	48,5%	42,9%	50,8%
41,0-57,3	37,1-51,7	39,7-46,8	46,2-55,6

Diese Zahlen zeigen, daß der hintere Hirnabschnitt bei Edelschwein und Berkshire durchschnittlich 5% niedriger ist als beim Wildschwein. Das Middlewhite hat aber höhere Werte,

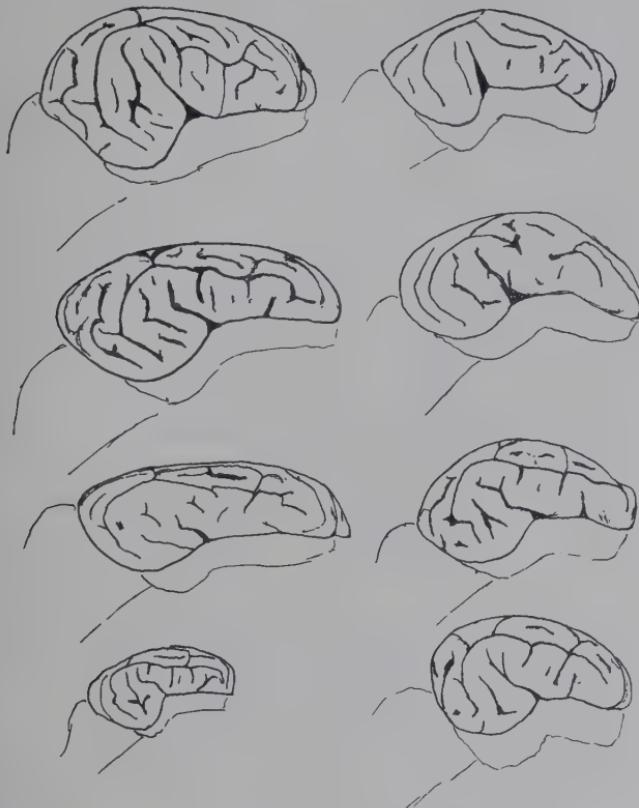


Abb. 1. Links.

Wildschwein-♀ 11,178 gr
 Wildschwein-♀ 1,192 gr
 Dtsch. Edelschw.-♂ Fremdling, 170 gr
 Dtsch. Edelschw.-♀ neonatus, 35 gr

Rechts.

Berkshire-♂ 389,125 gr
 Berkshire-♂ Brehna, 141 gr
 Middlewhite-♀ 117,132 gr
 Middlewhite-♀ 135,110 gr

es scheint also eine entgegengesetzte Entwicklung zu haben. Doch der Vergleich der Hirne selbst macht deutlich, daß diese höheren Zahlen auf eine andere Ursache zurückzuführen sind: diese Rasse weist eine Verkürzung des Vorderhirnes auf. Das zeigt sich, wenn die Länge des Vorderhirnes von der Sylvia ab in Prozent der Hirnlänge berechnet werden:

Wildschwein	Dtsch. Edelschwein	Berkshire	Middlewhite
46,6% 44,0-55,0	48,2% 43,1-51,7	47,9% 43,0-51,6	43,0% 38,6-50,9

Auch der hintere Teil des Middlewhitehirnes scheint eine Veränderung erfahren zu haben. Die tatsächliche Verkürzung des Vorderhirnes wird von den Zahlen nur unvollständig wiedergegeben. Die Hirnhöhe in der Mitte des Vorderhirnes unterscheidet sich bei den Rassen absolut wenig. Das kommt zum Ausdruck im Verhältnis Vorderhirnhöhe zu Hirnlänge:

Wildschwein	Dtsch. Edelschwein	Berkshire	Middlewhite
28,6% 25,7-33,3	30,1% 21,2-34,5	28,9% 26,9-33,3	33,3% 31,0-37,0

Die höheren Werte beim Middlewhite dürften wieder auf die Hirnverkürzung zurückzuführen sein. Diese tritt besonders hervor, wenn die Vorderhirnhöhe in Prozent der Vorderhirnlänge berechnet wird:

Wildschwein	Dtsch. Edelschwein	Berkshire	Middlewhite
61,4% 54,5-75,8	63,9% 53,6-71,9	60,5% 50,0-65,5	80,2% 71,4-90,9

Auch die Breite der Großhirnhemisphären verändert sich in der Domestikation kaum. Hirnbreite in Prozent der Hirnlänge beträgt:

Wildschwein	Dtsch. Edelschwein	Berkshire	Middlewhite
38,9% 33,9-42,0	39,2% 30,8-43,9	37,8% 32,3-43,9	40,5% 34,4-45,5

Ähnlich verhält es sich mit der Vorderhirnbreite. Bei der Prozentberechnung treten beim Middlewhite wieder höhere Werte auf, wenn die Vorderhirnlänge zugrunde gelegt wird.

Doch nach diesen nur orientierenden, rein zahlenmäßigen Feststellungen muß auf die Formbesonderheiten der Hirne eingegangen werden. Hierbei ist eine besondere Besprechung der Rassen erforderlich. Zunächst das deutsche Edelschwein: Das Hirn dieser Hausschweinrasse zeigt manche Übereinstimmung mit dem Wildschwein; besonders das Vorderhirn weicht in den allgemeinen Proportionen und Formen wenig ab. Im hinteren Teil erscheint das Edelschweinhirn bedeutend flacher und im Zusammenhang damit ist die obere Profillinie im allgemeinen gestreckter, die ventrale Ausbuchtung ist meist geringer als beim Wildschwein. Im Verlauf der Furchen gleicht das Edelschwein dem Wildschwein, aber diese sind nicht so deutlich und ausgeprägt wie beim Wildtier; sie können manchmal geradezu nur angedeutet erscheinen. Diese geringere Furchenentwicklung ist meist kennzeichnend für

die Haustiere. Bemerkenswert ist noch, daß nach dem hinteren Bogen der Suprasylvia das Hirn verkürzt erscheint. — Das Hirn der Berkshire zeichnet sich ebenfalls durch eine recht bemerkenswerte geringere Entwicklung des hinteren Hirnabschnittes aus; aber die obere Profillinie erscheint gewölbter als beim Edelschwein, oft auch als beim Wildtier. Diese Erscheinung ist aber sekundär, und steht mit einer Besonderheit des Vorderhirnes im Zusammenhang. Dieses hat nach der Fissura Sylvii zwar zunächst noch die gleiche Höhe wie bei den übrigen Rassen, verjüngt sich aber so-dann nach vorn. Gleichzeitig ist eine Abknickung nach unten bemerkbar. Diese fällt besonders bei einer Betrachtung der Fissura rhinalis ins Auge. Diese Furche begrenzt das Vorderhirn unten. Man erkennt, nach der Fissura Sylvii ist die Basis des Vorderhirnes zunächst gradlinig und biegt dann \pm stark nach unten ab. Je nach der Länge der geraden Strecke wechselt die Größe des Neigungswinkels und die Wölbung des oberen Profils. Insgesamt tritt die Rückbildung der vorderen Teile des Vorderhirnes gegenüber dem Wildtier beim Berkshire stets hervor. Was nun den Furchenverlauf anbetrifft, so sind gerade beim Berkshire Abweichungen häufig. Sie zeigen sich zunächst darin, daß Ectosylvia, Ecto- und Entolateralis oft nur angedeutet sind. Vor allem ist aber hervorzuheben, daß die Suprasylvia meist unterbrochen ist; eine getrennte Suprasylvia anterior ist vorhanden, der ausfallende Teil der Furche kann recht beträchtlich sein. Alle Furchen zeichnen sich durch geraden, wenig verzweigten Verlauf aus. Auch beim Berkshire ist nach dem hinteren Bogen der Suprasylvia nur noch ein geringer Hirnabschnitt zu beobachten. — Eine gewisse Gedrungenheit zeichnet das Hirn des Middlewhite aus. Es erscheint manchmal geradezu kugelig. Auch bei dieser Rasse ist der hintere Teil erniedrigt, das Vorderhirn ist verkürzt und schon bald nach der Sylvia abgeknickt. Das Hirn erscheint zusammengeschoben. Die Furchung ist ähnlich wie beim Edelschwein; die Furchen sind im einzelnen oft geschlängelter oder verzweigter als bei dieser Rasse und erinnern damit an das Wildtier.

Die Dorsalansichten (Abb. 2, S. 208) lassen die Unterschiede, die schon in der Seitenansicht hervortraten, zum Teil noch deutlicher werden. In der allgemeinen Form stimmen Wild- und Hausschwein überein. Die Ausweitung im hinteren Drittel variiert beim Wildschwein in gleicher Weise wie beim Hausschwein. Die jugendlichen Tiere zeigen die gleichen Formabweichungen wie die alten; auch die Geschlechter gleichen sich. Wild- und Edel-

schwein stimmen in Form und Proportion der Furchen und Windungen im Vorderhirn überein; aber der Teil caudal der Cruciata ist beim Edelschwein geringer; der hintere Hirnteil erscheint verkürzt, die Entfernung vom Hinterrand der Suprasylvia vor allem bis zum äußersten Hirnende ist geringer. Das wird gerade in der Aufsicht deutlich. Im Zusammenhang damit ist die Form des Wildschweinhirnes hinten im allgemeinen spitzeiförmiger als beim Haustier, welches hinten oft wie abgeschnitten erscheint. Da aber häufig beim Hausschwein auch der Hinterteil zwischen Lateralis

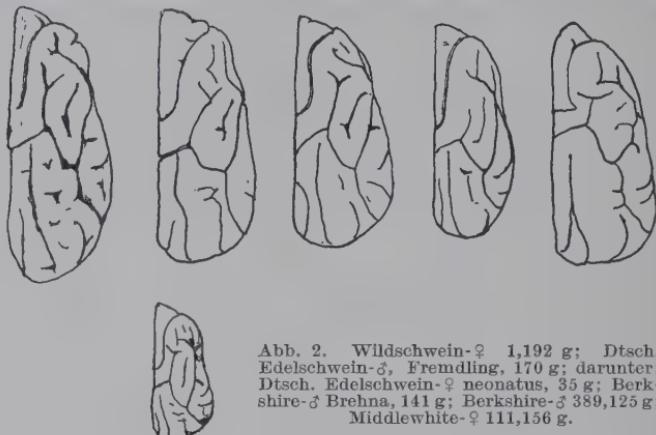


Abb. 2. Wildschwein-♀ 1,192 g; Dtsch. Edelschwein-♂, Fremdling, 170 g; darunter: Dtsch. Edelschwein-♀ neonatus, 35 g; Berkshire-♂ Brehna, 141 g; Berkshire-♂ 389,125 g; Middlewhite-♀ 111,156 g.

und Entolateralis rückgebildet wird, kann auch bei diesem das Hirnende spitzere Formen zeigen. — Das Berkshirrehirn lässt die Verjüngung des Hirns nach vorn besonders deutlich an der Windung medial der Coronalis hervortreten. Diese bleibt meist niedriger als die angrenzenden Hirnteile. Die geringere Furchenentwicklung findet auch darin Ausdruck, daß die Cruciata häufig nasal ungebärt endet. Die Reduktion des hinteren Abschnittes ist auch beim Berkshire sehr deutlich. — Das Middlewhitehirn zeigt gerade in der Aufsicht die Verkürzung des Vorderhirnes sehr klar. Die Breitenverhältnisse gleichen zwar den anderen Rassen, ebenso die Furchen und Windungen, aber die Längserstreckung ist verändert. Das Zusammengeschobene des Middlewhitehirnes tritt zumeist besonders deutlich an der durch Cruciata und Suprasylvia begrenzten Hirnwundung hervor. Auch das gegabelte Ende der Cruciata ist meist stumpfwinkliger als bei den übrigen Rassen. Der hintere Teil scheint gegenüber den übrigen Haustierrassen keine Unterschiede zu zeigen. Er überwiegt im Gesamtgehirn des Middlewhite natürlich gegenüber dem Vorderhirn.

Es wurde ausgegangen von der Frage, welche Teilbezirke des Hausschweinhirnes für die Abnahme des Hirngewichtes in der Domestikation verantwortlich zu machen seien. Noch fehlen zwar genaue Teilwägungen. Aber es kann geschlossen werden, daß das Großhirn wesentlich beteiligt ist und daß vor allem die hinteren Abschnitte der Großhirnhemisphären beim Hausschwein geringer als beim Wildtier ausgebildet sind. Die Occipitalpartie wird in der Domestikation verkürzt und erniedrigt, häufig auch noch verschmälert, da der Teil zwischen Entolateralis und Lateralis reduziert erscheint. Zieht man diese Veränderung des Occipitalteiles in Erwägung, so wird wahrscheinlich, daß der vor der Cruciate gelegene Hirnabschnitt zumindest relativ, vielleicht auch absolut bei einigen Rassen, wie beim Edelschwein, eine Zunahme erfährt. Damit scheinen die geringeren Abweichungen der absoluten Hirngewichte des Edelschweines in Verbindung zu stehen. Beim Berkshire tritt zu der Verminderung der hinteren Hirnteile die Reduktion des Vorderhirnes, die besonders in der Erniedrigung der Vorderabschnitte zum Ausdruck kommt. Beim Middlewhitehirn sind diese Teile wohl bereits vollständiger Reduktion anheim gefallen. Inwieweit die Abknickung, die am Berkshirehirn so deutlich ist, aber auch beim Middlewhite erkennbar wird, mit der Verkürzung der Schnauzenpartie im Zusammenhang steht, muß noch geprüft werden. Gerade die mopsköpfigen Rassen zeigen auffällige Veränderungen am Vorderhirn.

Vergleichen wir nun diese Ergebnisse mit denen, die vom Hund bekannt sind. Auch bei diesen tritt in der Domestikation eine Reduktion der hinteren Hirnanteile und dann bei manchen Rassen eine Zunahme der vorderen Hirnabschnitte ein. Mit Sicherheit kann beim Schwein vorläufig nur die erste Stufe dieser Entwicklung nachgewiesen werden.

Ein Einwand, der gegen diese Untersuchungen erhoben werden könnte, ist der, daß die Hausschweinrassen nicht als reine Abkömmlinge des *Sus scrofa* *ferus* anzusehen sind, sondern Einkreuzung von *Sus vittatus* erfolgte. Für *vittatus* liegt mir noch kein Hirnmaterial vor. Soweit ich aus Schädeldurchschnitten einen Schluß ziehen darf, sind die Hirnunterschiede zwischen *scrofa* und *vittatus* nicht derart, daß sie mit den hier geschilderten Unterschieden in Zusammenhang gebracht werden können. Es ist außerdem hervorzuheben, daß bei allen Hausschweinen allgemein eine Verminderung der Furchung eintritt, was Verminderung der Flächenentwicklung der Hirninde anzeigen, und daß die

Formveränderungen eine so gleichmäßige Entwicklungstendenz aufweisen. Weiter: eine ziemlich rein auf *scrofa* zurückführbare Rasse ist das hannoversch-braunschweigische Weideschwein. Bei dem mir vorliegenden Material liegen die Hirngewichte auch bei dieser Rasse rund 20% unter den Wildschweinhirngewichten. Die Hirnveränderungen sind denen der Edelschweine ähnlich, doch mein Material bedarf noch der Vervollständigung.

Was besagen denn diese Unterschiede zwischen Wild- und Hausschwein? Ich will vorläufig noch nicht auf die verschiedenen Ansichten über die Lokalisation der Hirnzentren eingehen. Unsere Kenntnisse über den Feinbau des Schweinehirnes sind noch zu lückenhaft, und aus dem Furchenverlauf allein können kaum sichere Schlüsse gewonnen werden. Aber es dürfte erlaubt sein, in Analogie zu anderen gesicherten Befunden in der hinteren Hirnpartie die sensorischen Zentren zu suchen, während die motorischen im Vorderhirn zu lokalisieren sind. In der Domestikation werden allgemein die Hirnteile rückgebildet, in denen die sensorischen Zentren liegen. Beim Haustier sind die Sinne geringer entwickelt als beim Wildtier. Bei einigen Rassen kommt eine Reduktion der Gebiete motorischer Zentren hinzu. Ob damit im Zusammenhang steht, daß diese mopsköpfigen, frühereifen Formen leicht mastfähig sind, ist nicht ausgeschlossen. Darüber wird das Studium der Cytoarchitektonik weitere Aufschlüsse ermöglichen.

Zum Schluß möchte ich noch auf den Hirnanhang eingehen. Leider konnten die Hypophysen nicht in allen Fällen einwandfrei herauspräpariert werden. Das Material ist daher noch etwas lückenhaft. Aber als allgemeine Tatsache läßt sich hervorheben, daß meine Wildschweinhypophysen runde, abgeflacht kugelige Form haben, beim Middlewhite ist sie breitherzförmig, ähnlich bei den anderen Rassen, die Übergänge zeigen. Noch auffälliger sind Gewichtsunterschiede. Nur die ältesten Tiere seien zusammengestellt (Wägungen aus Alkohol):

Wildschwein	dtsch. Edelschwein	Middlewhite
212 mg	430 mg	585 mg
170-300	320-480	500-670

Selbst wenn berücksichtigt wird, daß die Hypophyse durch Trächtigkeit u. a. recht beträchtliche Veränderungen erfahren kann, diese Form- und Gewichtsunterschiede dürften außerhalb der Variationsbreite liegen. Der Hirnanhang ist besonders bei den mopsköpfigen Rassen größer als beim Wildtier. Das ist bemerkenswert, weil häufig Besonderheiten gerade solcher Formen mit

einer Unterfunktion der Hypophyse in Zusammenhang gebracht werden. Gewiß, aus der Größe allein darf auf die Funktion noch kein Schluß gezogen werden. Aber diese Befunde gewinnen besonderes Interesse im Zusammenhang mit Experimenten, über die ich im Vorjahr berichtete. Larven des Kamm-Molches, *Triturus cristatus danubialis*, wurden zusätzlich Hypophysen erwachsener Molche implantiert. Sie standen damit unter überschüssiger Hormonwirkung. Unter den Veränderungen zeigten sich auch Abwandlungen in der Kopfform (Abb. 3). Die Schnauzenpartie ist verkürzt und vorn niedriger als bei Kontrolltieren. Sie erinnert also an Mopskopfbildung. Die Veränderung der Molche kann nicht als Stehenbleiben auf larvaler Entwicklungsstufe Deutung finden. Ich werde in Kürze darüber ausführlicher berichten. Außerdem waren die implantierten Tiere fröhlich; ähnelten auch darin den kurzschwäbigen Hausschweinen. Sie zeigen also insgesamt eine interessante Parallelerscheinung zu diesen.

Literatur:

1. BAHRAMI, T., Untersuchungen über die Schädelkapazität verschiedener Equiden. Diss. Halle a. S. 1926. — 2. BOLZANO, O., Untersuchungen über die Schädelkapazität verschiedener Schafarten. Diss. Halle a. S. 1924. — 3. FLATAU, E. u. JACOBSON, L., Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere. I. Berlin 1899. — 4. HERRE, W., Hypophysenimplantationen bei Marmormolchlarven. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1935. — 5. KLATT, B., Über die Veränderung der Schädelkapazität in der Domestikation. SB. Ges. naturf. Fr. Berlin 1912. — 6. Ders., Studien zum Domestikationsproblem. I, II. Bibliotheca genetica II, VI. 1921, 1923. — 7. Ders., Fragen und Ergebnisse der Domestikationsforschung. Der Biologe 3 (1934).

27. Herr Prof. O. KOEHLER und Herr R. WACHHOLTZ: Weitere Versuche an der Taube »Nichtweiß« zur Frage des »Zählvermögens«. (Mit Film.)

(Aus dem Zoologischen Institut der Albertus-Universität Königsberg i. Pr.)

(Mit 10 Abbildungen.)

Wie 1935 berichtet, lernten 3 Tauben zwei nebeneinander gebotene Gruppen von Körnern bei dauernd wechselnder Lage der Gruppen und der Körner in ihnen durch Negativdressur,

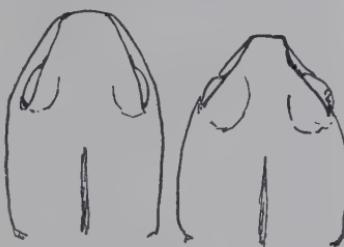


Abb. 3. Links: *Triturus cristatus danubialis*, D 22, Kontrolltier. Rechts: *Triturus cristatus danubialis*, D 23, Implantiert.

nämlich durch Wegscheuchen von der verbotenen Gruppe, nach der Körneranzahl zu unterscheiden; die erlernten Gruppenpaare waren, wenn jeweils die erlaubte Anzahl voransteht: 1 : 2, 2 : 1, 2 : 3, 3 : 2, 3 : 4, 4 : 3, 3 : 5, 5 : 3, 5 : 4, 6 : 4, 6 : 5. Als wir fernerhin 100 Menschen unter den Taubenversuchen gut vergleichbaren Bedingungen Lichtbilder von Punktgruppenpaaren (1 : 2 bis hinauf zu 10 : 10, größte Differenz 4) jeweils so kurze Zeit zeigten, daß ein Abzählen der Einzelpunkte unmöglich war ($1/25$ bis 1 sec), leisteten die meisten Versuchspersonen im anschaulichen Vergleich der Gruppengrößen weniger, einzelne allerdings etwas mehr als die Taube Nichtweiß, die den Hauptanteil an den Zweigruppenversuchen gehabt hatte; sie war bis 6 : 5 gekommen, wobei sie in stets aufsteigender Folge auf die jeweils größere der beiden Vergleichsgruppen dressiert worden war. Die Tauben haben dabei, ebenso wie die Menschen, sich bestimmt nicht nach der Figurenanordnung der Körner (Punkte) in der Gruppe oder nach der Größe der durch sie gedeckten Fläche richten können, da beides in ganz unregelmäßiger und äußerst mannigfacher Weise wechselte; auch ein Abzählen im eigentlichen Sinne war selbst für den Menschen unmöglich. Es dürfte sich vielmehr bei Tier wie Mensch um ein anschauliches Unterscheiden der nebeneinander gebotenen, gleichzeitig sichtbaren Anzahlen der Einzelglieder in den beiden Vergleichsgruppen gehandelt haben.

Schon etwas näher an den Tatbestand menschlichen »Abzählens« führte die zweite Aufgabenreihe heran, welche von der Taube forderte, eine Handlung *a*-mal zu wiederholen. Wie ebenfalls bereits 1935 berichtet, gelang die Umstellung der Taube Nichtweiß von der Aufgabe 2 : 1 auf die Aufgabe 2 von 3; als das innere Korn der Zweiergruppe genau in die Mitte rückte, fraß die Taube von den drei gebotenen Körnern nur 2 und ebenso auch nach weiterer Übung, als in unregelmäßigem Wechsel 3, 4, 5 oder 6 Körner geboten wurden. Unabhängig von der dauernd wechselnden Anzahl von Körnern, die liegen bleiben mußten, »fraß sie auf 2«.

Wir berichten heute über fast 10 000 weitere Versuche mit Nichtweiß, die WACHHOLTZ unter meiner (K.) fast täglichen Kontrolle durchführte; insbesondere habe ich fast sämtliche »Spontanversuche« beobachtet, während der mit der Taube vertrautere WACHHOLTZ mit zur Rückwand gekehrtem Gesicht nicht sehen konnte, was die Taube tat. Sie selbst sah uns beide während

sämtlicher Versuche, d. h. auch der Dressurversuche, nicht (vgl. die 1935 S. 41/2 beschriebene letzte Versuchsanordnung).

Nacheinander erlernte Nichtweiß von Pfingsten 1935 bis zum Jahresschluß bei unveränderter Versuchstechnik die folgenden Aufgaben (Tab. 1): 3 Körner zu fressen, wenn 4 bis 7 geboten

Tabelle 1.
Gesamtwerte der Dressurwahlen 1935.

Aufgabe	Zeit	n Vers.	% + $\pm m$	größte Folge + Los.	Doppelp. + —	I. 100 % +
2 v. 3-6	16. 6.-29. 6. 35	650	64,0 \pm 1,9	18	36 17	73
3 v. 4-7	5. 8.-16. 8. 35	620	78,5 \pm 1,7	18	25 7	84
4 v. 5-9	19. 8.-28. 9. 35	1350	72,4 \pm 1,2	22	79 12	85
5 v. 6-11	8. 10.-14. 11. 35	700	67,3 \pm 1,8	9	31 9	76
6 v. 7-13	15. 11.-11. 1. 36	830	60,5 \pm 1,7	7	43 17	62
		4150			214 : 62 = 78% +	

sind, anschließend 4 von 5 bis 9, 5 von 6 bis 11, endlich 6 von 7 bis 13, was alles im Film vorgeführt wurde. Alle Körnerabstände waren während dieser Zeit stets untereinander im Einzelversuch gleichgroß und schwankten je nach der Anzahl gebotener Körner zwischen etwa 6 und höchstens etwa 3 cm; im übrigen wechselte die Körneranordnung dauernd in völlig unregelmäßiger Weise. Erneut zeigte sich die Beherrschung der Aufgaben unabhängig vom sog. Doppelpicken (vorletzte Doppelsäule); im Gesamtdurchschnitt der ganzen Versuchszeit ergaben die 276 (d. h. 6,7% aller) Versuche, in denen zweimal nach ein und demselben Korn gepickt wurde, bevor die Taube es aufnahm, sogar etwas mehr richtige Wahlen (78%) als die übrigen zusammengenommen. Es entschied also nicht die Anzahl der Picksläge, sondern die der gefressenen Körner. Den Lernverlauf veranschaulichen die fünf Kurven der Abb. 1 an den Prozenten positiver Wahlen, ferner die entsprechenden der Abb. 2 an den längsten ununterbrochenen Aufeinanderfolgen positiver Lösungen. Die Anzahl Versuche, nach der der Prozentsatz positiver Wahlen den Mittelwert der ersten 100 Versuche (Ausgangspunkt der Kurve) um mehr als dessen doppelte Fehlerbreite für die Dauer überschritt, veranschaulicht jeweils ein senkrechter Strich durch die betreffende Kurve der Abb. 1: bei zwei erlaubten Körnern nach 200, bei drei nach 70, bei 4 nach 860, bei 5 nach 510 Versuchen. Er fehlt nur bei der Dressur auf 6 erlaubte Körner; hier zeigt die Kurve keine dauernde Steigung, von einem stetigen Zulernen kann nicht mehr

gesprochen werden. Die Kurven der Abb. 2 zeigen Entsprechendes, wenn auch weniger deutlich; naturgemäß ist die Vergleichsgröße der längsten Reihe aufeinanderfolgender Richtiglösungen größeren Zufälligkeiten unterworfen als die mittlere Prozentzahl von Positivlösungen während eines gleichlangen Versuchsabschnittes.

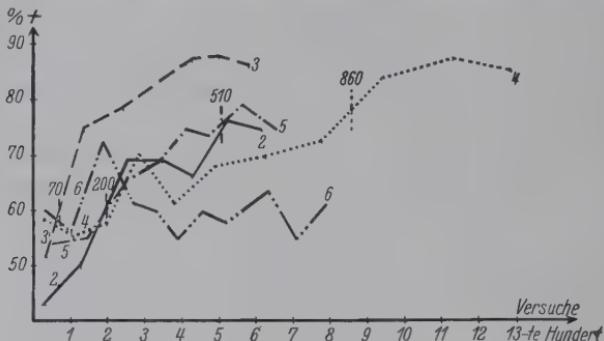


Abb. 1. Lernfortschritte (1935) bei Dressur auf 2, 3, 4, 5, 6 erlaubte Körner. Abszissen-einheit je 100 aufeinanderfolgende Dressurversuche. Ordinate: Prozent positiver Lö-sungen. Kurvenerklärung wie in Abb. 2.

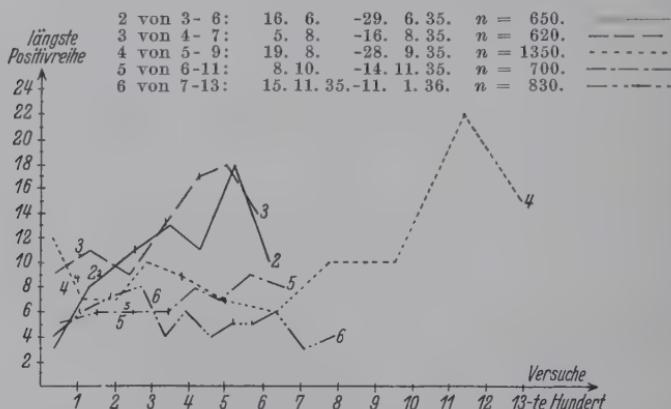
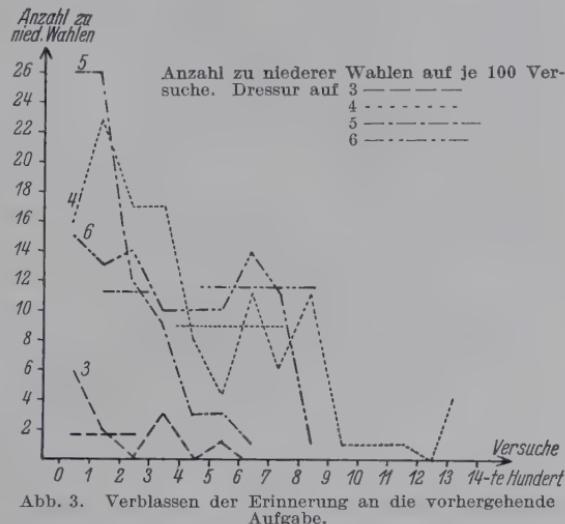


Abb. 2. Längste Positivreihen während des Lernverlaufs der gleichen Dressuren wie in Abb. 1.

Der Übergang zur nächsten Aufgabe vollzog sich stets mühe-los, die Anfangswerte richtiger Wahlen (Abb. 1) lagen, nachdem die erste Aufgabe (zwei erlaubte Körner) einmal gemeistert war, zwischen 50 und 60 %. Das dürfte mit der Richtung des Fortschreitens unserer Aufgabenstellung zusammenhängen, die ja jedesmal Auflockerung eines höchst unnatürlichen Enthaltungsgebots, ein Nachlassen des Zügels, eine Zulage von einem Korn im Vergleich zur vorhergehenden Aufgabe bedeutete. Auch

der Mensch pflegt sich an Zulagen rasch zu gewöhnen, die früher geübte Enthaltsamkeit rasch zu vergessen. Wie rasch und wie vollständig das bei Nichtweiß geschah, lehrt Abb. 3. So fraß sie bei der Dreierdressur nur 1 Korn nie, nur zwei Körner während der ersten 100 Dressurversuche sechsmal, während der zweiten 100 zweimal usw. Während der Viererdressur wurden 1 Korn nie, zwei Körner insgesamt in 0,15 % aller Versuche gefressen, 3 in 8,8%; der Querstrich bei 8,95 gibt die mittlere Prozentzahl aller zu niederen Wahlen für die ganze Versuchszeit an. Weiter betrug die niedeste je gefressene Körneranzahl bei der Fünferdressur 3 (in 1,3 %) und 4 bei der Sechserdressur (0,8 %); die Gesamt durchschnittswerte aller zu niederen Wahlen liegen bei

allen drei Aufgaben bemerkenswerterweise auf fast gleicher Höhe (9 bis 11 %). Wir dürfen also recht wohl von einem raschen und fast völligen Verblassen der Erinnerung an die vergangene Aufgabe sprechen, wohlgemerkt obwohl die Taube für zu geringe Körneraufnahme niemals bestraft wurde; in dieser Hinsicht kommen sämtliche Versuchsergebnisse, auch die der Dressurversuche, Spontanversuchen gleich. Die Abgrenzung der jeweils erlaubten Körneranzahl nach unten, als Ergebnis nicht einer Negativdressur, wie bei der Abgrenzung nach oben, sondern infolge des Erlebens der nunmehrigen Straffreiheit dessen, was zuvor verboten war, gelingt, wie der in Stilheit und Zeitmaß gut übereinstimmende Abfall der Kurven lehrt, überall angenähert gleich rasch und im Endergebnis wie auch im Gesamt durchschnitt der ganzen Lernzeit nahezu gleich gut. Und in dieser Hinsicht ist auch bei der Sechserdressur ausgezeichnet gelernt worden, nämlich daß das fünfte Korn nicht mehr verboten war.



Hat nun aber Nichtweiß auch gelernt, die erlaubte Anzahl ebenso gut nach oben abzugrenzen? Mit welcher Sicherheit hört sie beim letzten erlaubten Korn auf? Wollte sie das erste verbotene Korn picken, so wurde sie bei der Dressur fast immer eben noch rechtzeitig gescheucht. Schon die Niedrigkeit der Scheuchprozente bei der Dreier- bis Sechserdressur (19,6; 18,6; 22,3; 27,9%) lehrt, daß auch die Abgrenzung nach oben der Taube gut gelang. Wenn wir aber erfahren wollen, wieviel Körner gefressen worden wären, wenn man nicht gescheucht hätte, so können das nur »Spontanversuche« (d. h. straffreie Versuche, Technik vgl. 1935) lehren, die ihrerseits dressurfeindlich wirken, vor allem, wenn sie in größerer Anzahl aufeinanderfolgen. Die schon früher beschriebene Erscheinung des »schlechten Gewissens« bei ungestraftem Überschreiten der verbotenen Körnerzahl in Spontanversuchen, d. h. Zögern vor der Missetat, vorsichtiges Ergreifen des verbotenen Kornes in Fluchtstellung und unmittelbar folgende rascheste Flucht, ganz als ob gescheucht worden wäre, was ja in Wirklichkeit unterblieb, lehrt dabei in vielen Fällen mehr als deutlich, daß die Taube während ihrer Übertretung Strafe erwartet. Da jedoch zwischen solchen völlig überzeugenden Fällen und solchen, in denen das Verbot ohne jedes Anzeichen von Straferwartung überschritten wird, gleitende Übergänge bestehen, enthalten die Tabellen über Spontanversuche nur die Angaben über die gefressene Körneranzahl und geben daher für die reine Beurteilung der Straferwartung, auf die es ja eigentlich allein ankommt, ein zu ungünstiges Bild.

Über die Spontanversuche bei der Zweierdressur wurde schon 1935 berichtet. Bis zum Jahresende wurden fehlerhafterweise nur wenige Spontanversuche unternommen, und zwar nur solche mit Anzahlen gebotener Körner oberhalb der erlaubten. Sie sind sämtlich verfilmt. Das Gesamtergebnis zeigt Tab. 2. Wie ersichtlich, fraß Nichtweiß fast überall die dressurgebotene Körneranzahl am häufigsten, weniger als erlaubt nie (Dressur auf 3),

Tabelle 2.
Spontanversuche während der Dressuren auf 3, 4, 5, 6 Körner. 1935.

Soll	n	geboten	fraß										
			3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
3	4	4-7	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	8	5-9	1	3	4	—	—	—	—	—	—	—	—
5	14	6-11	—	1	8	4	1	—	—	—	—	—	—
6	24	7-13	—	3	6	10	4	—	1	—	—	—	—

fast nie (Dressur auf 4/5) bzw. selten (Dressur auf 6), und wenn sie mehr fraß als erlaubt, so hielt sich die Übertretung in recht bescheidenen Grenzen.

Weiter ist zu fragen, ob die Anzahl gebotener Körner einen Einfluß auf die Häufigkeit richtiger Lösungen hatte. Wie berichtet, wechselten diese gebotenen Körneranzahlen von Versuch zu Versuch innerhalb der angegebenen Grenzen gänzlich unregelmäßig, sowohl bei der Dressur wie auch bei den Spontanversuchen. In Tab. 3 sind alle Dressurversuche nach der Anzahl gebotener Körner ausgeordnet; für jeden Fall sind die mittlere Prozentzahl positiver Versuche, ihr kleinster und größter Mittelfehler und die Versuchsanzahl (»*Einzel-n*«) angegeben.

Tabelle 3.
+ % \pm m nach der gebotenen Körneranzahl getrennt. Dressur-
versuche insgesamt. 1935.

Wie die fettgedruckten Höchstwerte lehren, fällt es der Taube um so schwerer, rechtzeitig aufzuhören, je mehr Körner sie liegen lassen muß, so wie manchen Menschen vor verschiedenen vollen Schüsseln. Aber alle Lösungsprozente liegen noch über 50; die größte Differenz zwischen Höchst- und Mindestwert (kursiv gedruckt) einer Dressurreihe (bei der Zweierdressur) beträgt 44, die kleinste (bei der Fünferdressur) von 12% ist noch doppelt so groß wie ihr mittlerer Fehler; der Sinn des Abfalls der Werte aber ist überall der gleiche, wenn auch der kleinste Wert nicht immer gerade bei der Höchstzahl der gebotenen Körner liegt. Ebenso zeigt Tab. 4 die Spontanversuche der Tab. 2 ausgeordnet und liefert mit ihr zusammen eine vollständige Übersicht über diese. Soweit die kleinen Versuchszahlen ein Urteil gestatten, entspricht das Bild dem bei den Dressurversuchen gezeichneten.

Tabelle 4.
Spontanversuche (Film) 1935, nach Anzahl gebotener Körner
gesondert.

Soll fressen	Wahl	gebotene Körner										ins- gesamt
		5	6	7	8	9	10	11	12	13		
4	<i>n</i>	3	1	1	2	1	—	—	—	—	—	8
	4 +	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	3
	mehr	3	—	—	1	—	—	—	—	—	—	4
	weniger	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
5	<i>n</i>	2	1	2	4	2	3	—	—	—	—	14
	5 +	2	1	1	2	1	1	—	—	—	—	8
	mehr	—	—	1	2	1	1	—	—	—	—	5
	weniger	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1
6	<i>n</i>	4	2	9	2	2	4	1	—	—	—	24
	6 +	2	2	2	1	1	1	2	—	—	—	10
	mehr	—	—	5	—	1	—	2	—	—	—	5
	weniger	2	—	—	—	1	1	1	—	—	—	9

Ein Weiterschreiten auf diesem Wege, etwa auf 7 erlaubte Körner von 8 bis 15 gebotenen, erschien uns unratsam, vor allem, weil die Sechserlernkurve keinen dauerhaften Anstieg mehr zeigte und auch die zugehörigen Spontanversuche nicht allzu ermutigend ausgefallen waren. Nachdem, wie besprochen, bisher immer nur aufwärts fortgeschritten worden war, fragten wir jetzt, ob Rückdressur auf eine niedrigere, früher schon beherrschte Zahl ebenso leicht glücken würde. Wir erhofften dabei wesentlich größere Wahlsicherheit. In diesem Zustande sollten zweitens mehr Spontanversuche stattfinden, zumal auch solche mit genau der erlaubten Körneranzahl und geringeren, und drittens sollte auf alle Umstände geachtet werden, die der Taube beim Lösen ihrer Aufgaben hätten helfen können, nämlich einmal die unbeabsichtigte Hilfe durch Figuren aus Körnern gerade in der erlaubten Anzahl, die sich zufällig aus dem Reste der verbotenen anschaulich herausheben mochten, sei es durch eindrückliche Form oder durch räumliche Absonderung vom Rest, und endlich auf den Rhythmus des Handelns der Taube.

Tab. 5 gibt vorerst die Gesamtübersicht aller Versuche bis zum 28. 5. 1936, an dem die vierte Versuchsreihe im neuen Jahr abschloß. Alle vier mittleren Positivprozente der ganzen Lernzeiten sind niedriger als das Mittel bei der vorjährigen Erstdressur auf 5 (Tab. 1), ja selbst niedriger als der geringste Mittelwert der Versuchsuntergruppen, nämlich der mit 10 gebotenen Körnern (Tab. 3). Tatsächlich scheint also Rückdressur abwärts schwerer zu glücken als Aufwärtsdressur, Entzug eines

Tabelle 5.
Dressuren 1936 auf 5 Körner. Gesamt-+% $\pm m$.

Reihe	geboten	Zeit	n	gefressen					+% $\pm m$	Doppelp.	Folge längste +	Ab- stand cm	
				1	2	3	4	5			+		
1	6-11	23. -31.1.	490	—	—	4	63	296	60,4 \pm 2,2	22	4	8	3-4
2	11	2.-27.2.	890	—	—	2	59	417	46,8 \pm 1,7	50	13	7	1
3	6-11	29.2.-9.4.	1982	—	4	32	287	1020	51,5 \pm 1,1	64	14	9	> 2
4	2 Gruppen	10.4.-28.5.	1860	2	4	64	226	747	40,2 \pm 1,1	55	34	6	$v: \sqrt{3}$
	$v: 0.11$			Σ	5232	2	8	102	635	2480		Σ	191 65
	$h: 0.55$			%	0,04	0,16	1,9	12,1	47,6		=	74,5%+	
	M	17,2							$S = 38,2$				

früher Erlaubten schwerer erlernbar als Zulage zum bisher Erlaubten. Wenn aber in den aufeinanderfolgenden Fünferdressuren des neuen Jahres die mittleren Positivprozente immer schlechter werden, so kann das daran liegen, daß wir die Körneranordnung immer schwieriger gestalteten.

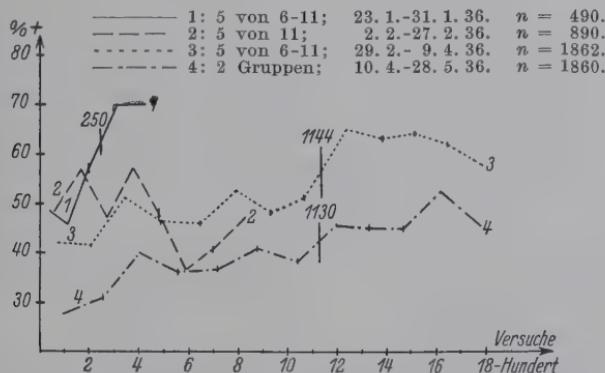


Abb. 4. Lernfortschritte bei Dressuren auf 5 erlaubte Körner 1936.

Die erste Versuchsreihe galt lediglich der erneuten Festigung der bereits früher einmal gemeisterten Leistung (5 erlaubte Körner von 6 bis 11 gebotenen in jeweils gleichen Körnerabständen von 3 bis 4 cm, wie auch weiterhin stets unter strenger Vermeidung jeder Figurenhilfe. Die zugehörige Lernkurve (Abb. 4, 1) beginnt mit 48 Positivprozenten und erreicht nach 250 Versuchen den Zuwachs über die doppelte Fehlerbreite des Ausgangswertes hinaus, um weiterhin bis auf 70% zu steigen. Die längste Positivreihe steigt entsprechend von anfänglich 5 bzw. 4 bis auf 8 auf-

einanderfolgende Richtiglösungen (Abb. 5, 1). Und wieder sind (Tab. 6, 1) im großen ganzen die Positivwerte um so seltener, je zahlreichere Körner geboten werden.

Daher versuchten wir anschließend (Versuchsreihe 2), durch Dressur auf 5 erlaubte von stets 11 gebotenen Körnern dieser Un-



Abb. 5. Längste Positivreihen während des Lernverlaufs der gleichen Dressurreihen wie in Abb. 4.

gleichmäßigkeit entgegenzuwirken. Das Gesamtmittel mit knapp 47 Positivprozenten (Tab. 5, 2) ist nicht größer als der schlechteste Einzelwert der Versuchsreihe 1 (bei 9 gebotenen Körnern), die Lernkurven (Abb. 4, 2 für + %, Abb. 5, 2 für die längste Positivreihe) steigen nicht für die Dauer, Anfangs- und Endwert stimmen

Tabelle 6.

Dressuren (1936) auf 5 Körner, nach der Anzahl gebotener Körner bzw. (Reihe 4) der Körner in der Vordergruppe gesondert.
+% $\pm m$.

	n	Anordnung Abstand	gebotene Körner								
			5	6	7	8	9	10	11		
1	490	Keine Figuren 3-4 cm	—	76,5 ±5,0	58,2 ±5,6	62,0 ±5,7	46,5 ±5,5	62,6 ±5,1	59,1 ±5,1		
2	890	Keine Figuren 1 cm	—	—	—	—	—	—	—	46,8 ±1,7	
3	1982	Keine Figuren > 2 cm	75,0 ±9,7	60,0 ±2,8	47,6 ±2,9	51,3 ±2,9	48,8 ±2,8	49,7 ±2,6	50,6 ±2,6		
		2 Gruppen: h. 0-55; M = 17,2; v. = 0-11. Körner in Vor-									
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	
4	1860	10.4. b. 28.5.	49,3 ±3,0	48,7 ±2,7	45,4 ±2,7	23,5 ±2,2	24,8 ±2,5	86,4 ±3,7	60,0 ±8,9	34,6 ±9,3	40,0 ±10,7
		dergruppe: 9 10 11									
4	1860	10.4. b. 28.5.	35,0 ±10,7	25,0 ±12,5	15,8 ±8,4						

innerhalb der Fehlerbreiten überein. Scheinbar befinden wir uns schon hier an der Grenze für ein Dauererlernen. Daß allerdings die Werte im ganzen niedriger sind als zuvor in Versuchsreihe 1, kann auch daher kommen, daß zugleich der Körnerabstand auf 1 cm verringert worden war. So klein war er früher noch nie gewesen; 1935 war es uns schon als erstaunliche Leistung erschienen, daß die Taube ein verbotenes Korn liegen ließ, das 3 cm vom letzterpickten erlaubten von ihrer Schnabelspitze entfernt lag. 46% aber ist ein anerkennenswerter Durchschnittswert. Es wäre völlig verkehrt, in diesen Versuchen 50% als Zufallswert ansehen zu wollen, wie es bei der vorjährigen Zweigruppenwahl geschah, wo die Alternative Links-Rechts galt. Demgegenüber hat die Taube, z. B. wenn 11 Körner daliegen, nicht 2, sondern 12 Möglichkeiten des Handelns, nämlich gar kein oder 1, 2 usw. oder endlich alle 11 Körner zu fressen, und eine davon (5 Körner zu fressen) ist die richtige; ihre Zufallswahrscheinlichkeit beträgt also nur 8,3%. Je näher die Körner beisammen liegen, um so schneller pflegt die Taube sie zu erpicken, und oberhalb einer gewissen Geschwindigkeit wird sie sehr leicht unachtsam. So mit sind die 46,8% Positivleistungen beweisend genug für ein Vermögen der Taube, auch diese Aufgabe zu meistern. Die Abgrenzung nach unten ist überdies wieder ebenso gut wie vor Weihnachten (vgl. Tab. 5, 2 mit Abb. 3, 5, wie auch die Gesamtprozente in Tab. 5 ganz unten mit Abb. 3 insgesamt). — Hierher gehören 17 Spontanversuche (Tab. 7). Wurden weniger Körner geboten als

Tabelle 7.
Spontanversuche am 28.2.36 (10 bzw. 7 aufeinanderfolgende) nach
Dressur auf 5 von 11 Körnern.

Geboten:	1	2	3	4	5	6	11	Σ
$n:$	2	1	1	1	7	4	1	17
ge-wählt	5 +:	1	1	1	3	—	1	8
	mehr:	—	—	—	—	4	—	4
	weniger:	1	—	—	4	—	—	5

die erlaubte Zahl 5, so wurden sie mit einer Ausnahme (einmal ließ Nichtweiß das einzige daliegende Korn unberührt) richtig alle gefressen. Lagen 5 da, so fraß sie sie dreimal alle richtig auf, viermal ließ sie fälschlich eins liegen. Sechs gebotene Körner fraß sie immer (viermal) alle auf: man könnte glauben, sie sei auf eine »Figur hereingefallen«, wogegen aber schon spricht, daß das bei 5 Körnern keineswegs immer der Fall war; anderseits erhebt sich der Verdacht, die früher erlaubte Sechszahl sei noch

nicht vergessen worden. Von 11 Körnern wurden richtig 5 gefressen. Immer noch sind es zu wenig zahlreiche Versuche, und ihr Ergebnis könnte schöner sein: die Differenzierung gegen 6 fällt schwer, und von 5 gebotenen blieb manchmal eines liegen. Ein Schulkind würde mit solchen Leistungen gewiß keine Ehre einlegen; eine ungelernte Taube aber würde immer alle gebotenen Körner gefressen haben.

Um die Sicherheit der Taube zu verbessern, gingen wir in der dritten Versuchsreihe auf etwas größere Körnerabstände zurück. 3 cm Körnerabstand wurden jedoch kaum je überschritten, der Mindestabstand betrug gegen 2 cm; wie immer zuvor wurden 6 bis 11 Körner geboten (Tab. 5 und 6, 3). Der mittlere Positivprozentsatz der ganzen Lernzeit beträgt 51,5, die längste Positivfolge 9 richtige Lösungen unmittelbar nacheinander; und diesmal ist auch wieder ein Lernerfolg deutlich: vom 1144. Versuch ab (Abb. 4,3) bleibt der mittlere + %-Wert dauernd oberhalb der doppelten Fehlerbreite des Ausgangswertes von 42 %, wenn wir von einem letzten schwachen Abfall absehen, der auf die schädliche Wirkung zu langer eingeschobener Spontanreihen zurückzuführen ist, die damals stattfanden. Das wesentlich ungenauere Reagens der im Versuchsabschnitt längsten Positivreihe (Abb. 5, 3) freilich zeigt keinen dauernd gesicherten Aufstieg mehr, und der höchsterreichte Plusprozentwert von 65 % (am 26. bis 28. März) bleibt hinter dem Gesamtdurchschnittswert der Fünferdressuren des Vorjahres noch um 2 % zurück. — Auch diese Versuchsreihe zeigt bei Ausordnung nach der gebotenen Körnerzahl (Tab. 6,3) den üblichen Abfall der Leistung mit steigender Anzahl gebotener Körner. Diesmal boten wir endlich auch oft genug 5 Körner, nie zweimal nacheinander und in regellosem Wechsel mit 6 bis 11; in 75 % dieser Versuche wurden alle 5 richtig gefressen. Sechs gebotene Körner lieferten 60 % Richtigwahlen und die Plusprozentwerte bei 7 bis 11 gebotenen Körnern schwankten innerhalb der einfachen Fehlerbreite der größten Differenz (bei 7 und 8 gebotenen Körnern: $3,7 \pm 4,1\%$) um etwa 50 %.

Während dieser Versuchsreihe fanden 58 Spontanversuche statt; drei von ihnen standen allein, zweimal folgten 2 bzw. 6, je einmal folgten 3, 9, 13 und 14 unmittelbar aufeinander. Das Ergebnis ist aus Abb. 6,1 und Tab. 8 abzulesen. Diesmal sind alle Versuche mit 5 und weniger als 5 gebotenen Körnern richtig gelöst (in die Kurve sind die Versuche mit 2 bis 4 gebotenen Kör-

Tabelle 8.

Spontanversuche am 18. 3., 8. und 9. 4. 36, meist in längeren Serien, während Dressur auf 5 von 6-11. Körnerabstand 0,5-3 cm.

geboten	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	15	Σ	%
n	1	2	1	3	12	6	5	8	7	11	1	1	58	%
fraß	5+	1*	2*	1*	3	4	1	2	2	2	4	—	22	38
	mehr	—	+	—	—	7	5	3	6	4	7	1	34	59
	weniger	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	2	3

nern sinngemäß nicht mit aufgenommen). Liegen mehr als 5 Körner da, so besteht der weitaus häufigste Fehler (vgl. das Hochplateau der Kurve bei 5 und 6) im Fressen von 6 Körnern; mehr als 8 sind nie gefressen worden, selbst wenn 15 dalagen. Der Leistungsabfall mit steigender Verlockung durch viele gebotene Körner ist deutlich. Offensichtlich kann die Taube gegenwärtig 5 und 6 nicht sicher unterscheiden, aber gegen weniger als 5 und mehr als 6 differenziert sie recht gut, beiderseits fällt die Spontankurve steil ab. So dürfen wir denn auch annehmen, daß die Taube in den zugehörigen Dressurversuchen, wäre sie nicht gescheucht worden, als sie sich zum sechsten Korn wandte, sehr häufig nur dieses noch gefressen hätte; würden wir also das Fressen von 5 und 6 (Erinnerung an die letztvorhergehende Aufgabe?) als positiv werten, so wäre das Gesamtergebnis der Versuchsreihe 3 ganz vorzüglich. Zu milder Beurteilung gerade dieser Spontanversuche fordert endlich noch der Umstand auf, daß hier auch Körnerabstände bis hinab zu 0,5 cm vorkamen.

Bei der Planung der Versuchsreihe 4 sprachen zwei Einwände mit: Erstens könnte die Figurenanordnung der Körner der Taube Anhaltspunkte geben, wann sie aufzuhören hat, zweitens möchte sie sich den Rhythmus (vgl. BIERENS DE HAAN) ihres Pickens einprägen, sie hätte nichts gelernt, als einen 5- bis 6-zähligen Takt zu schlagen.

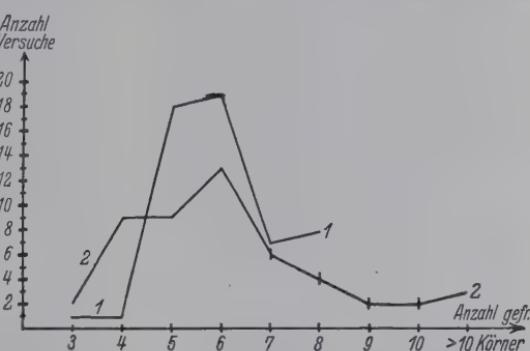
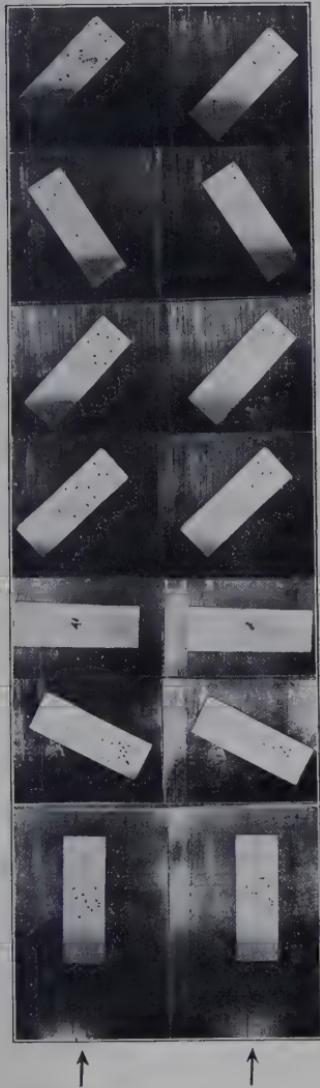


Abb. 6. Anzahl gefressener Körner in Spontanversuchen. 1. Während der dritten Versuchsreihe von 1936, wenn 5 bis 15 Körner bei 0,5 bis 3 cm Körnerabstand geboten wurden; vgl. dazu Tab. 8. Die mit einem Stern bezeichneten Zahlen der Tab. 8 durften nicht in die Kurve mit eingehen. 2. Parallel der vierten Versuchsreihe (2 Gruppen) meist in längeren Aufeinanderfolgen; vgl. dazu Tab. 10.

Zur Widerlegung des ersten Einwandes hat W. seit dem 10. 10. 1934 sämtliche Körnerlagen ausnahmslos zeichnerisch protokolliert und seit dem 27. 3. 1935, soweit möglich, auch die Reihenfolge der Körnerwahl nebst allen beobachteten Eigentümlichkeiten des Taubenweges zeichnerisch festgehalten. Das so aufgehäufte riesenhafte Material gibt bei eingehender Betrachtung keinerlei Anhaltspunkte in der Richtung, daß Figurenhilfe jemals in nennenswerter Weise bestanden hätte. Wir haben oft vorauszusagen versucht, welche Körner die Taube fressen, welche sie liegenlassen würde, und wurden meistens enttäuscht. Nur eins ist sicher: sie frißt sehr oft das dem Türchen nächstliegende Korn zuerst und bevorzugt weiterhin die ihm nächstbenachbarten. Wie vor allem bei schrägliegender Papp-Platte deutlich wird — seit dem 24. 1. 1936 lag sie abwechselnd in allen erdenklichen Winkellagen zum Schirm —, wird jeweils die türchen-nähre Hälfte bevorzugt, gleich als ob parallel zum Schirm eine Grenze durch die Platte hindurchginge, hinter der es der Taube ein wenig unheimlich wird. Sonst aber gibt es keine Regeln in der Pickfolge: vor allem wird keineswegs immer der Reihenlage nach gepickt, vielmehr gibt es, wie auch der Film zeigt, Abweichungen aller erdenklichen Arten. Um ferner den Einwand auszuschalten, wir hätten die Körnerlagen nicht genau genug eingezeichnet, um die Frage der Figurenhilfe zu beurteilen, habe ich gegen 200 Contaxaufnahmen von Körnerlagen gemacht (siehe unten) und gegen 250 Filmszenen aufgenommen, Welch letztere nicht nur die Körnerlage, sondern auch die Pickfolge und das Taubenverhalten während des ganzen Versuches belegen. Wer den Film gesehen hat, wird darin nur ganz wenige Szenen finden, in denen allenfalls von einer Figurbegünstigung der erwünschten Lösung die Rede sein könnte; allermeistens war die Körnerlage ganz indifferent und nicht selten hat die Taube bei lösungsfeindlicher Körnerlage richtige Lösungen geliefert. 16 Doppelbilder aus unserem Vorrat (Abb. 7) mögen das Gesagte belegen. Das jeweils obere stellt die Körnerlage bei Versuchsbeginn, das untere das Ergebnis dar; was unten fehlt, wurde gefressen, nämlich stets 5 Körner, es handelt sich also um lauter positive Versuche. Die Taube kommt stets von links, wie es auf dem unbeschnittenen Bildpaar 1 das durchs Türchen links einfallende Fensterlicht im Schirmschatten anzeigt (rechts standen Lampen). Über jedem Bild steht die Anzahl gebotener Körner. Der Pappstreif ist 30 cm lang, 10 cm breit. Im ersten Versuchsbild sehen wir vielleicht

oben ein Dreieck heraus; sein unteres Spitzenkorn lag der Reihe, die die Taube entlang fraß, näher als das links obere Eckkorn; dieses aber wurde gefressen. Auch in der zweiten abgebildeten

$$1. = 11 + \quad 2. = 11 + \quad 3. = 11 + \quad 4. = 9 + \quad 5. = 9 + \quad 6. = 8 + \quad 7. = 10 +$$



$$8. = 10 + \quad 9. = 9 + \quad 10. = 6 + \quad 11. = 10 + \quad 12. = 6 + \quad 13. = 7 + \quad 14. = 6 + \quad 15. = 6 + \quad 16. = 11 +$$

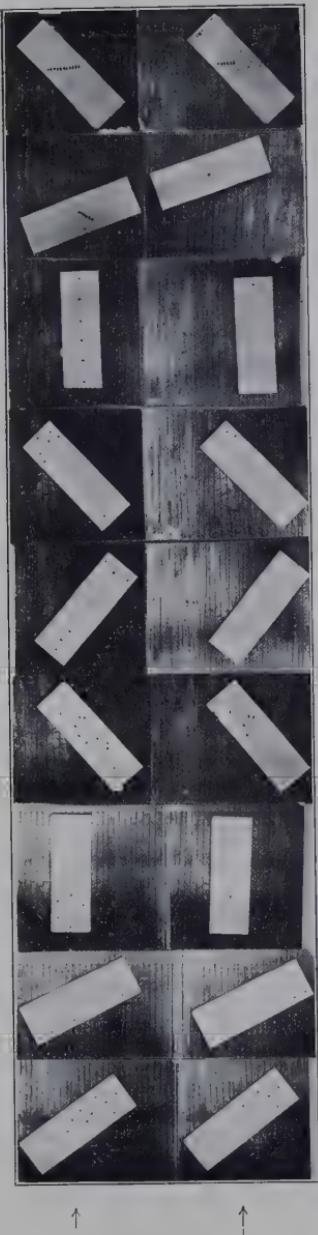


Abb. 7, 16 Doppelbilder positiver Versuche zur Fünfforderung von 1936, 1-3: Versuch 1415, 1419, 1427 vom 28. 2. 4-7: Versuch 633, 612, 613, 619 vom 18. 3. 8-10: Versuch 1442, 1445, 1447 vom 31. 3. 11-16: Versuch 1902, 1903, 1907, 1926, 1933, 1934 vom 8. 4.

Aufgabe ist ganz gewiß keine Figurenhilfe erkennbar, in der dritten, wo sich die Körner beinahe berühren, kann überhaupt von Figuren keine Rede mehr sein. In der vierten erblicken wir links vorn vielleicht eine aufgebogene Haarnadel aus 6 Körnern oder zwei konvergierende Dreierreihen. Das unterste Korn der oberen Dreierreihe bleibt liegen. In der fünften ladet rechts unten eine vom Domino bekannte Fünf zum Herauspicken ein; die fünf von der Taube gewählten Körner bilden für uns keine Figur. Wie verschieden sind die Abstände nächstbenachbarer Körner in der sechsten Aufgabe; die fünf von der Taube gewählten türchen-nächsten Körner gehören figurenmäßig gewiß nicht zusammen. In der siebenten Aufgabe will sich auch auf dem Taubenweg keine Fünfergruppe zusammenschließen; was die Taube auswählte, ist keine Figur. In der achtten liegt vorn wieder verleitend eine Sechserfigur, aus der die Taube eins liegen läßt. In den gleichabständigen Körnerreihen der neunten (vierzehnten bis sechzehnten) gibt es naturgemäß keine Figuren, in der zehnten bleibt das türchenfernste Korn des verleitenden Sechsecks liegen. In der elften gehört das fünfte gefressene Korn einer neuen Mittelfigur an, in der zwölften bleibt ein Korn der zweiten Dreierreihe liegen. In der dreizehnten sähen wir bestenfalls die Gruppen $1 + 2 + 4$ oder $1 + 6$, die Taube frißt die linke Rautenhälfte der Vierergruppe auf. In der ganz engen Sechserreihe der fünfzehnten bleibt das vorletzte Korn liegen, die Körnerabstände betrugen hier und im letzten Bilde weniger als 0,5 cm. Übereinstimmend mit dem, was sich aus 16 530 zeichnerischen Protokollen und der fast dauernd eigens auf diesen Punkt gerichteten Aufmerksamkeit der Versuchsansteller während der Körnerauslegung und des Versuchs ergibt, ist die Annahme, daß Körnerfiguren der Taube das rechtzeitige Aufhören erleichtert hätten, mit Bestimmtheit abzulehnen. Selbst wenn sie ein ungeheures Anschauungsmaterial der dauernd wechselnden Figuren, die sich aus 5 bis 55 Körnern legen lassen, in ihrer Erinnerung aufgespeichert hätte, so würde es ihr nicht geholfen haben. Daß übrigens die Figurenlage der Körner keineswegs gleichgültig ist, werden wir sogleich erneut sehen; ein Einwand gegen unsere Versuche aber ergibt sich aus diesem Umstande nicht, denn wir haben stets darauf geachtet, keinerlei die Entscheidung begünstigende Figuren zu legen. Sollte es doch gelegentlich geschehen sein (im Film ist mir ein einziger Fall erinnerlich, in dem man es vielleicht behaupten könnte), so war es verschwindend selten.

Die zweite Frage war die des Handelnsrhythmus. Füllen wir in der Musik eine konstante a -mal wiederholte Zeiteinheit mit Klängen, so entsteht der a -Takt; die absolute Länge der Zeiteinheit ist sehr variabel (Tempo, Zeitmaß des Musikstücks), innerhalb des Stücks oder gar des Einzeltaktes aber darf sie höchstens stetig verändert werden (z. B. accelerando), wenn der Rhythmus erkennbar bleiben soll. Unsystematische Überdehnung oder Verkürzung irgendeines einzelnen Taktteiles zerstört den Rhythmus endgültig, ungeachtet aller etwa angebrachten Betonungshilfen. — Die Tempoverschiedenheiten bestehen auch bei der Taube; je weiter auseinander die Körner liegen, desto größer ist die Zeit zwischen zwei Pickschlägen. Durch Auszählen der Filmbilder von Schlag zu Schlag bestimmten wir sie beim Picken der ersten fünf »erlaubten« Körner (Tab. 9) zu 4 bis 28 Bildern,

Tabelle 9.

Pickgeschwindigkeit. Filmbildanzahlen von Pick- zu Pickschlag.
1 Bild = $1/16$ sec. Film 17-23.

	n	Var.-breite	$M \pm m$	Diff. $\pm m_{\text{diff}}$	$\frac{\text{Diff.}}{m_{\text{diff}}}$
erlaubte Körner . . .	309	4-28	$10,57 \pm 0,18$	$v-e: 2,67 \pm 1,12$	2,4
verbotene Körner . .	67	6-56	$13,24 \pm 1,1$	$W-e: 18,7 \pm 1,9$	9,8
mit Weg z. Hintergr.	19	11-51	$29,3 \pm 1,9$	$W-v: 16,06 \pm 2,2$	7,3

jedes $1/16$ sec während, im Mittel zu 10,57 Bildern. Die Zeit vom Erpicken des letzten erlaubten bis zum ersten verbotenen oder zwischen zwei verbotenen Körnern aber wechselte in demselben Filmstreifen von 6 bis 56 Bildern bei einem Mittelwert von 13,2. Die Differenz hat etwa 98 % statistische Wahrscheinlichkeit, zudem fanden sich so große Zeitabstände wie hier, z. B. 35, 45 und 56 Bilder, bei erlaubten Körnern nie. Das ist abermals ein Ausdruck des »schlechten Gewissens«, des Zögerns vor der Verbotsüberschreitung und deutet auf Straferwartung während des Fehltritts.

Wirkt schon diese oft plötzliche Zeitmaßveränderung beim Übergang zum ersten verbotenen Korn verdächtig, so will sich der Tatbestand des Doppelpickens (vgl. Tab. 1 und 5), wie mir scheint, noch weniger der Rhythmusannahme fügen. Man müßte ja nicht einen Rhythmus des Pickens, sondern einen des Schluckens annehmen. Daß motorische Leistungen der gesamten Körpermuskulatur, wie der a -mal wiederholte Pickschlag rhythmisiert würden, wäre gut vorstellbar. Daß ein Wesen wie die Taube aber stattdessen eine Schluckfolge rhythmisiert, daran zu glauben

fällt uns schwerer als an eine innere Einstellung auf den Erwerb von *a* Körnern, ohne Rücksicht auf den dazu notwendigen Bewegungsaufwand.

Einmal pickte die Taube, nachdem sie zwei Körner vom Pappstreif gefressen hatte, 22 Bilder lang nach einem in die Ritze zwischen zwei Podestbrettern gefallenen Korn (was nicht auf dem Pappstreif liegt, gehört der Taube und rechnet nicht mit zum Versuch; verständlich genug: das Picken vom Holz war stets straffrei gewesen). Anschließend führte sie durch Erpicken dreier weiterer Körner auf dem Pappstreif ihre Aufgabe richtig zu Ende (Film). Sollte der Schluckrhythmus allein erlernt worden sein, so verträgt er, wie wir sahen, nicht nur eine Änderung seines Tempos bis zum Dreifachen oder andererseits Einhalbischen seines Mittelwertes (Tab. 9, Variationsbreite bei den erlaubten Körnern), sondern auch die erhebliche Dehnung eines einzelnen Taktteiles durch die Interpolation einer ausgedehnten Bemühung um ein »nicht mitzählendes Korn« (!) außerhalb des eigentlichen Versuchsfeldes.

Alle diese Erfahrungen gaben mit Anlaß zur Planung der vierten Versuchsreihe, bei der der Pappstreif nie quer zum Türchen lag, sondern immer in wechselnder Schräge, so daß im Sinne der herankommenden Taube von einer vorderen und hinteren Längshälfte desselben gesprochen werden kann. Auf der vorderen lag eine Körnergruppe von 0 bis 11 Körnern, meist von 1 bis 4, auf der hinteren eine zweite Gruppe von 0 bis 55 Körnern, im Mittel 17,2. Die Taube ging zuerst zur vorderen Gruppe und sollte, falls diese weniger als 5 Körner hatte, nach Aufnahme aller Vorderkörner zur hinteren Gruppe gehen, vor der anfänglich eine deutliche Scheu bestand, und soviel Körner von ihr fressen, als an 5 noch fehlten. Es erübrigt sich wohl, daran zu erinnern, daß dies ein ganz anderes Verlangen ist als das eingangs besprochene der Zweigruppenwahl von 1935, mit der unsere Taubenarbeiten begannen. Dort sollte von zwei nebeneinander gebotenen Gruppen die eine ganz gefressen, die andere verschmäht werden, es gab zwei Handlungsmöglichkeiten: Wahl der linken bzw. der rechten Gruppe. Hier soll die Taube insgesamt 5 Körner aufnehmen, unabhängig von ihrer in 2 Gruppen getrennten Lagerung; liegen insgesamt 60 Körner da, so sind 61 Handlungsmöglichkeiten gegeben. Die Körnerabstände waren hinten klein, oft kleiner als 1 cm, vorn meist größer, gewöhnlich nicht größer als 3 cm. Auch diese Aufgabe wurde gemeistert, im Gesamtdurchschnitt

der ganzen Lernzeit mit 40,2 % (Tab. 5). Die Ausgangswerte waren diesmal niedrig, der Lernfortschritt ist deutlich und das sogar nach beiden Beurteilungsmethoden (Abb. 4, 4 und 5, 4). Nach 1130 Versuchen überschreitet der Positivprozentwert die doppelte Fehlerbreite des Ausgangswertes für die Dauer. Bei der Ausordnung der Versuche diesmal nach der Körneranzahl in der Vordergruppe (Tab. 6, 4) finden wir 86,4 % richtiger Lösungen bei 5 Körnern vorn, wo also die Vordergruppe allein zu fressen war; man sieht den höchst förderlichen Einfluß der Figurenhilfe; es war demnach allerdings, wie oben ausgeführt, sehr nötig, auf diesen Umstand dauernd zu achten. Bei 4 und 3 Körnern in der Vordergruppe gibt es nur 24,8 bzw. 23,5 Positivprozent, in jedem vierten Falle fraß also die Taube von der Hintergruppe noch ein Korn, wenn sie vorn 4, oder noch 2, nachdem sie vorn 3 aufgenommen hatte. Das ist gewiß ein wesentlich schlechteres Ergebnis gemäß der »Figurenverleitung«, es bei der Aufnahme der fast stets ungefährlichen geschlossenen Vorderfigur bewenden zu lassen und die unheimliche hintere, bei der so oft gescheucht wurde, zu meiden. Die Zufallswahrscheinlichkeit der richtigen Lösung aber wäre für durchschnittlich insgesamt etwa 22 Körner mit $100 : 23 = 4,3\%$ anzusetzen, also ist auch hier der Lernerfolg ganz unbestreitbar. Liegen nur 2 Körner vorn oder nur eines, so sind die Prozentsätze richtiger Wahlen (Aufnahme von 3 bzw. 4 Körnern vom Hinterhaufen) erheblich höher (45,4 und 48,7) und bei Wegfall der Vordergruppe geht die Aufgabe in die gewohnte über, von einem Haufen (dem hinteren) nur 5 zu fressen, allerdings von einem sehr großen Haufen mit sehr kleinen Körnerabständen, und es gibt 49,3 % Positivlösungen: die nie ganz erloschene Scheu vor der Türchenferne hemmt die Freßgier. Lagen endlich mehr als 5 Körner in der Vordergruppe, so ist die Taube niemals zur Hintergruppe gegangen; die Aufgabe entspricht wiederum der altgewohnten, diesmal allein am Vorderhaufen zu lösenden, und ergibt den bekannten Abfall der Lösungsprozente mit steigender Körnerzahl.

Die Contaxprotokolle von 6 positiv verlaufenen Versuchen (Abb. 8) mögen wiederum zur Beurteilung der Frage dienen, ob hier Figurenhilfe geleistet wurde. In keinem einzigen Falle kann davon die Rede sein; niemand vermöchte die von der Taube gefressenen Körner aus der Ausgangsanordnung als Sonderfigur herauszusehen, wie jedem deutlich wird, der sich die Mühe der Analyse der Bilder macht. Die Leistung der Taube aber, den Ab-

stand von der Vorder- zur Hintergruppe zu überbrücken, ohne sich zu »verzählen«, widerlegt sowohl die Annahme von Figurenhilfe wie die des Rhythmus als alleiniger Orientierungsmittel gleich gründlich. Die Zeit vom Picken des letzten Vordergruppenkorns bis zum Ergreifen des ersten Kornes der Hintergruppe

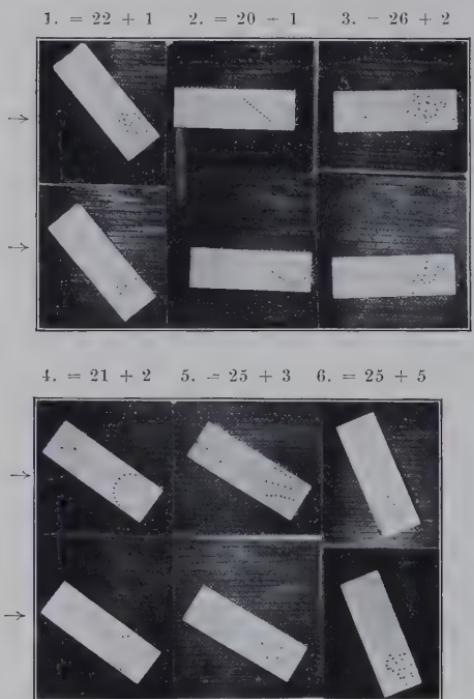


Abb. 8. Sechs Doppelbilder von „Zweigruppenversuchen“ von 1936. 1—3: Versuch 1724, 1721, 1463 vom 20., 26. und 28. 5. 4—6: Versuch 1713, 1455, 1445 vom 20. und 26. 5.

Schluckrhythmus auf 5 erlernt, eindeutig widerlegt. Ein dermaßen zerdehnbares Zeitgebilde aus einer konstanten Anzahl von Einzelgliedern können wir nicht mehr als Rhythmus bezeichnen.

Auch diese Verhältnisse sind durch Spontanversuche weiter geprüft worden, die zuerst meist in langer Folge stattfanden (Tab. 10 und Abb. 6). Wie die Kurve 2 zeigt, in die diesmal sinngemäß sämtliche Anzahlen gefressener Körner aufgenommen sind, ohne Beachtung der Anzahl der vorn gebotenen Körner, ist entsprechend der größeren Schwierigkeit der Aufgabe das Ergebnis schlechter als in den Spontanversuchen während der dritten Versuchsreihe (Kurve 1): das Plateau ist breiter, 4 und

betrug (Tab. 9, letzte Zeile) 11 bis 51, im Mittel 29,3 Bilder, also Zeiten, die sich sowohl von der Mittelzeit des Erpickens erlaubter wie verbotener Körner ohne Zertrennung in Vorder- und Hintergruppe statistisch absolut sicher unterscheiden. Da dieser lange Weg fast immer zu einem erlaubten Korn führte, so müssen wir diese Mittelzeit von 29,3 Bildern mit 10,57 der Bildzeit zwischen erlaubten Körnern vergleichen. Niemand würde einen $\frac{5}{4}$ -Takt wiedererkennen, wenn wir in irrem Wechsel bald das erste, das zweite, dritte, vierte oder letzte Viertel um das Dreifache verlängerten. Damit ist auch die Annahme, die Taube hätte lediglich einen

Tabelle 10.

Spontanversuche am 10., 14. u. 15. 4., 5., 15. u. 19. 5. 36. Folgen von 4×1 , 2×2 , 1×5 , 7, 8, 10, 12 Versuchen. 2 Gruppen: hintere 6-55 Körner, $M = 19,8$, Abstand $\leq 1,5$ cm; vordere Gruppe ≤ 4 cm.

Vordergruppe Körner	0	1	2	3	4	5	6	8	11	21	Σ	
n	2	7	6	12	17	2	1	1	1	1	50	%
5+	1	1	2	1	1	2	—	1	—	—	9	18
6	—	5	3	2	—	—	1	—	1	1	13	26
≥ 6	1	1	1	7	7	—	—	—	—	—	17	34
< 5	—	—	2	9	—	—	—	—	—	—	11	22

5 Körner wurden je neunmal, 6 dreizehnmal, mehr als 6 siebzehnmal, 3 wurden zweimal, weniger als 3 wurden nie gefressen. Das Maximum liegt deutlich auf der 6, und abermals scheint es so, als ob 5 von 6 nur schwer differenziert wird, 5 und 6 zusammen dagegen gut von geringeren, erträglich von höheren Körneranzahlen. Würden wir demgemäß 5 und 6 als »richtige« Lösungen rechnen, so wären es 44%. Dabei ist aber zu bedenken, daß Spontanreihen wie die folgende (Tab. 11) mit in die Tabelle und Kurve aufgenommen sind. Von Versuch zu Versuch frißt Nichtweiß immer

Tabelle 11.

8 aufeinanderfolgende Spontanversuche am 15. 4. 36, in Tab. 10 mit enthalten. Rascher, vorübergehender Dressurzerfall infolge ausbleibenden Scheuchens.

Nr.	Versuch	Aufgabe <i>hi</i> <i>vo</i>	Ergebnis	Nr.	Versuch	Aufgabe <i>hi</i> <i>vo</i>	Ergebnis
1	171	16 + 4	4 —	5	175	20 + 3	10 —
2	172	16 + 3	4 —	6	176	16 + 4	10 —
3	173	16 + 2	6 —	7	177	16 + 4	15 —
4	174	21 + 1	6 —	8	178	20 + 4	24 —

mehr Körner, im achten Versuch sämtliche 24 gebotenen. Das fünfmalige Unterbleiben des Scheuchens, das in Dressurversuchen vom dritten Versuch an stets eingetreten wäre, genügt, um die Taube völlig zu enthemmen (Versuch 8). Unmittelbar anschließend an solche Versagerzeiten aber kann das Tier sogleich richtige Lösungen auch im Spontanversuch bringen, was mehr als einmal geschah. Wenn sie nur will oder muß, so kann sie auf 5 handeln.

Um derartige vorübergehende 100prozentige Übertretungen weiterhin nicht mehr in die Rechnung hineinzubekommen, die ja nicht anderes beweisen, als daß die Taube nicht zufolge eigenen Sittengesetzes Enthaltsamkeit übt, sondern nur solange, als es die Versuchsbedingungen erfordern, haben wir endlich vom 20. bis 28. 5. 1936 zwischen 339 Dressurversuche 99 Spontanversuche einzeln eingeschoben (Tab. 12 und Abb. 9) und

Tabelle 12.

2 Gruppen, hintere 0-30, $M = 18$, vordere 0-26 Körner. Spontanversuche einzeln zwischen Dressurversuche eingeschoben. Geordnet nach Körnerzahl der Vordergruppe. 20.-28. 5. 36.

Dressurversuche.

Vordergr.	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	16	17	25	Σ	% $\pm m$
n	52	76	71	62	59	15	2	3	1	3	1	2	1	339	
gefressen	5+	28	34	32	14	16	14	2	—	1	2	—	—	143	$42,3 \pm 2,4$
S	18	30	34	40	29	—	—	3	—	1	1	2	1	159	$46,8 \pm 2,7$
4-2*	6	3	5	8	14	1	—	—	—	—	—	—	—	37	$10,9 \pm 1,9$

* (10 \times 3, davon 8 \times bei vorn 3; 1 \times 2).

Spontanversuche.

Vordergr.	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	26	Σ	% $\pm m$
n	15	18	20	18	17	4	2	2	1	—	1	1	99	
gefressen	5+	10	14	15	7	9	4	1	1	1	—	1	63	$63,7 \pm 4,8$
6	2	2	3	9	2	—	1	—	—	—	—	—	19	
7-22	2	—	2	2	4	—	—	1	—	—	—	1	12	$31,1 \pm 4,6$
4*	1	2	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	5	$5,2 \pm 2,2$

* nie weniger als 4.

ließen sie insgesamt in solchen Prozentverhältnissen Dressurversuchen mit positivem Ausgang (5 gefressene Körner) bzw.

solchen mit notwendigem Scheuchen (wollte mehr als 5 fressen) oder endlich solchen mit ungestraftem Fressen von weniger als 5 Körnern folgen, als diese sich in der letzten Dressurreihe ergeben hatten. Damit scheint eine völlig gerechte Verteilung gewährleistet; die Anzahl der Körner in der Vordergruppe wechselte in Spontan- und Dressurversuchen unabhängig voneinander und beidemal gleich unregelmäßig. der Abfall gegen zu geringe Körneraufnahme klar wie immer, richtige Fünferwahlen erfolgten in 43%, gescheucht (S) wurde in 47%; hier wären wohl meistens 6, selten mehr Körner gefressen worden, wenn es sich um Spontanversuche gehandelt hätte. Die Spontankurve aber, diesmal endlich mit klarem Gipfel auf der Fünfzahl gefressener Körner ($63,7 \pm \%$) und fast gleich ideal steilem Abfall gegen das Zuwenig wie das Zuviel, würde, wenn es sich um Dressurversuche gehandelt hätte, nur 31 Scheuchprozente

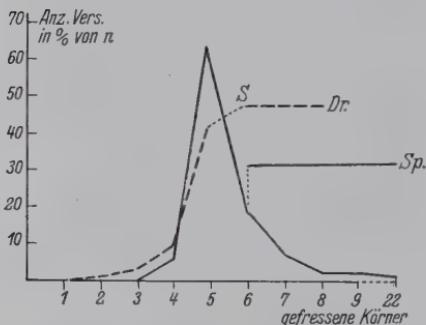


Abb. 9. Zwei Gruppen. 20. 5. bis 28. 5. 1936. Hinten 0-30, im Mittel 18; vorn 0-26 Körner. Ausgezogene Kurve: 99 Spontanversuche, einzeln eingeschoben zwischen (Strichkurve) 339 Dressurversuche.

In den Dressurversuchen ist Körneraufnahme klar wie immer, richtige Fünferwahlen erfolgten in 43%, gescheucht (S) wurde in 47%; hier wären wohl meistens 6, selten mehr Körner gefressen worden, wenn es sich um Spontanversuche gehandelt hätte. Die Spontankurve aber, diesmal endlich mit klarem Gipfel auf der Fünfzahl gefressener Körner ($63,7 \pm \%$) und fast gleich ideal steilem Abfall gegen das Zuwenig wie das Zuviel, würde, wenn es sich um Dressurversuche gehandelt hätte, nur 31 Scheuchprozente

ergeben haben. Nur der Umstand trübt die Freude an dieser prächtigen Leistung, daß wir keine Erklärung dafür haben, warum die gleichlaufenden Dressurversuche nicht ebensogut waren; die Taube konnte unmöglich wissen, wann wir zu scheuchen gedachten und wann sie freie Hand hatte. Und hätte sie es gewußt, so würden wohl umgekehrt die Dressurversuche besser ausgefallen sein als die Spontanversuche. Die Einzelwerte der Tab. 12, geordnet nach der Körneranzahl der Vordergruppe, geben dasselbe Bild wie Tab. 10 und 6,4: am schlechtesten, aber immer noch oberhalb der Zufallswerte sind sie bei 3 und 4 Körnern in der Vordergruppe (Figurenfalle), ziemlich gut bei 0 bis 2 Vorderkörnern, ideal bei 5 Vorderkörnern (Figurenhilfe).

Alles in allem glauben wir kaum, auf diesem Wege noch bessere Ergebnisse erhalten zu können, und halten bereits die vorgelegten für beweisend. Sie ermutigten uns, endlich auch in der Figurenfrage den letzten Schritt zu tun. Sollte es gelingen, selbst bei Körnerberührung positive



Abb. 10. Versuch 1726 vom 26.5.1936. Positiv. Die 5 gefressenen Körner sind nachträglich durch Tuschepunkte bezeichnet; sonst wie alle anderen Lichtbilder unretouschiert.

Lösungen zu erhalten, so ist damit der Figureneinwand endgültig ausgeschaltet, denn in einer Platte rundherum sich berührender Körner gibt es keine Figuren, zudem wird auch in der Tempofrage das zuerst schier unmöglich Scheinende gefordert. Wir sahen hier freilich die richtigen Lösungen meist in gemessenem Tempo verlaufen, d. h. in Zeiten größerer Scheu, aber es gab auch hier wie früher schon gelegentlich (z. B. Abb. 7, Bild 15) richtige Lösungen im Prestissimo. Zuerst schoben wir die Versuche mit sich berührenden zahlreichen Körnern einzeln in Dressurreihen mit größeren Körnerabständen ein; später gingen wir zur Dressur eigens auf Körnerplatten über, in denen wir noch mitten darin stehen. So mag hier ein einziges Lichtbildprotokoll genügen (Abb. 10), wo Nichtweiß von 26 ausgelegten Körnern 21 liegen ließ. Das ist ganz gewiß kein Zufall gewesen.

Schon jetzt sind wir fest davon überzeugt, daß die Taube Nichtweiß für einige, teils für erhebliche Dauer auf 5 bzw. auf 6 sicher zu handeln lernte. Ganz vorübergehend scheinen auch noch größere Zahlen handlungsmäßig reproduzierbar zu sein. So folgten

in insgesamt 9 Reihen von 6, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14 jeweils aufeinanderfolgenden Spontanversuchen, die im vorhergehenden mit berücksichtigt sind, einmal zwei Wahlen von 7 Körnern, einmal zwei von 8 Körnern, einmal zwei von 10 Körnern (Tab. 11, Nr. 5 und 6) und einmal drei Wahlen von 8 Körnern unmittelbar aufeinander, was ebenfalls wohl kaum mehr als reiner Zufall angesprochen werden kann. Wie jedoch schon ausführlich dargestellt, wurden in Spontanversuchen 5 und 6 Körner auffällig oft etwa gleich häufig gewählt, als 5 gefordert wurde, und bei der Erstdressur auf 6 gab es zum erstenmal keine stetig aufsteigende Lernkurve der Positivgruppe mehr. So möchten wir die Grenze des Dauererlernens für die *a-fache* Wiederholung einer eigenen Handlung vorläufig bei 5 gegen 6 ansetzen. Das ist höchst bemerkenswerterweise dieselbe Grenze, die wir 1935 für die anschauliche Unterscheidung zweier nebeneinander gebotener Körnergruppen fanden. Daß diese Übereinstimmung nicht zufällig sein möchte, wie wir heute schon vermuten, das wird sich um so klarer entscheiden, je zahlreichere verschiedenartige Lernvermögen geprüft werden, zumal solche auch aus anderen Sinnesgebieten. Je häufiger man von recht verschiedenen Seiten auf ungefähr dieselbe Grenze käme, um so klarer müßte es werden, ob hier innere Gründe vorliegen.

Wir fanden überall gleich deutlichen Abfall der Entscheidungszahlen der Taube gegen zu niedrige Wahlen (vgl. Abb. 3, Tab. 5 und sämtliche Tabellen und Kurven über Spontanversuche); sie machten meist insgesamt nur gegen 10% sämtlicher Entscheidungen aus, oft noch erheblich weniger. Aber auch gegen die zu hohen Wahlen war der Abfall recht oft ganz bemerkenswert steil. Es mußten alle neu gestellten Aufgaben neu erlernt werden, alle gestellten Aufgaben wurden bisher erlernt. Die Ergebnisse wurden bei geeignetem Lernzwang mit der Zeit ziemlich weitgehend unabhängig von den verschiedensten, die richtige Lösung erschwerenden Faktoren, wie dem Freßanreiz durch große Zahlen gebotener Körner, von der Enge des Körnerabstandes, der endlich bis zur Körnerberührung herabgesetzt werden konnte, von der Figurenanordnung der Körner und endlich vom Zeitmaß; hier liegen selbst im schwerstverleitenden Prestissimo richtige Lösungen vor. Die Annahme, es sei ein Pickrhythmus erlernt, wird durch den Tatbestand des Doppelpickens, die des Erlernens eines Schluckrhythmus durch dessen erhebliche Zerdehnbarkeit widerlegt.

Wir glauben der Wahrheit am nächsten zu kommen, wenn wir der Taube die Fähigkeit zuschreiben, den Vorsatz auf α -fache Wiederholung einer eigenen Handlung zu fassen und handelnd durchzuführen. Dieser innere Vorsatz war bei Nichtweiß durch Übung klar und dauerhaft erzielbar für $\alpha = 1$ bis 5, für längere Zeitstrecken auch noch = 6, darüber hinaus (= 7 bis 10) mag er vielleicht spontan für kurze Zeitspannen aufgetreten sein. Das Gelingen des Festhaltens eines solchen Vorsatzes bzw. seiner dauerhaften Bildung hängt davon ab, erstens ob der Versuchsleiter der Taube den Sinn der Aufgabe nahebringen konnte, was der Fall war, zweitens daß er immer wieder all die zahllosen spontan auftretenden und zu rascher Festigung neigenden Abwegigkeiten des Handelns der Taube abfing und unschädlich machte, drittens daß er die richtige Waage zwischen Antrieb (Hunger) und Straffurcht fand: die anfänglich ungemein große Scheu vor dem Scheuchapparat ist nach monatelanger Anwendung gelegentlich auf Null gesunken, so daß die Dressurrettungslos zerfiel. So bauten wir den auf den späteren Lichtbildern sichtbaren Drahtrost aufs Podium, und es genügte der erste, gleichzeitig mit dem Scheuchen gegebene für die Taube schmerzhafte elektrische Schlag, um ihre Furcht vor dem Scheucher für weitere Monate auf die alte Höhe zu bringen. Diesem einen Schlag sind während der ganzen Berichtszeit weitere kaum mehr gefolgt. Endlich war auch auf die Verliebtheit der Taube, sowie auf ihren Bruttrieb zu achten. So wäre es ungerecht, dauernd ganz gleichwertige Höchstleistungen von der Taube zu erwarten, so wie auch der Sportsmann seinen Weltrekord nicht jedesmal wiederholt. Das gegen den statistischen Zufall weitaus gesicherte Zahlenmaterial beweist das von uns behauptete Vermögen. Wer die Taube selbst oder wenigstens im Film handeln sah, der wird auch ohne Zahlen glauben, daß sie es kann, wenn sie nur will.

Die Bedeutung unseres doppelten Nachweises der gleichbegrenzten Leistungen im anschaulichen Vergleich zweier Körnergruppen und im Sichvorsetzen der α -maligen Wiederholung eigenen Handelns bei der Taube erblicken wir darin, daß sie ein Licht auf die Urvermögen wirft, von denen aus die menschliche, sich stetig verfeinernde Geistestätigkeit zum Abzählen, zum Rechnen mit Anzahlen, zur Bildung von Ziffern und endlich zum Zahlbegriff und zur Algebra fortschritt. Bei unserer Taube erkannten wir bisher nur zwei der Grundfähigkeiten, aus denen dies alles

beim Menschen erwachsen sein mag, aber der Anfang ist gemacht, und wir finden wieder einmal, wie schon so oft, bei Tier und Mensch dieselben Grundvermögen; beim Tier nur sie, nicht etwa schon — bis zum ausstehenden Gegenbeweis — echtes Zählen, echte Zahlbegriffe oder Rechnen mit solchen. Ja nicht einmal den Begriff der Anzahl dürfen wir der Taube als schon bewiesen zu erkennen, im Gegensatz zu GALLIS und GILTAY, deren Versuche wir gegenwärtig an Tauben nachprüfen, indem wir uns der von BIERENS DE HAAN erarbeiteten objektivierten Methode bedienen. Wir hüten uns vorerst, schon zu behaupten, die Taube »addiere« im menschlichen Sinne, wenn sie vom hinteren Haufen soviel Körner wegnimmt, als vorn an der erlaubten 5 fehlen, so ähnlich ihr Handeln in unserer letzten Versuchsreihe der Lösung der Rechenaufgabe $0 + 5 = 1 + 4 = 2 + 3$ dem äußersten Anschein nach auch immer ist. Wer sich ausmalend veranschaulichen will, was in ihr vorgehen mag, wenn sie sich vorsetzt, auf 5 zu handeln, und wenn sie ihren Vorsatz handelnd erfüllt, der mag an ein aus bis zu 5 (oder vorübergehend noch mehr) Gliedern bestehendes Lied ohne Worte denken, welches zeitmaßunabhängig und in seinem vielleicht ursprünglich vorhandenen Rhythmus zum Arhythmus zerdehnbar ist.

Literatur:

BIERENS DE HAAN, J. A., Zahlbegriff und Handlungsrhythmus bei einem Affen. *Zool. Jb. Physiol.* **54** (1935) 267-288. — GALLIS, P., Les animaux savent-ils compter? *Bull. Soc. R. Sci. Liège* **1932**, 82-84. — GILTAY, M., La notion du nombre chez les Oiseaux. *Ebenda* **1933**, 142-146 und **1934**, 112-115. — KOEHLER, O., MÜLLER, O. u. WACHHOLTZ, R., Kann die Taube Anzahlen erfassen? *Verh. Dt. Zool. Ges.* **37** (1935) 39-54. — Dieselben, Kann die Taube »zählen« lernen? *Fortschr. u. Fortschr.* **11** (1935) 402/3.

28. Herr Dr. ERNST SCHARRER (Frankfurt a. M.):

Über »vegetative« Kerne im Gehirn und Rückenmark der Fische.

(Neurologisches Institut der Universität Frankfurt a. M.)

(Mit 7 Abbildungen.)

Auf vegetative Kerne im Gehirn der Fische hat erstmals HOLMGREN (1920)¹ aufmerksam gemacht. Im Rahmen einer vergleichenden Untersuchung über die zentralen Anteile des

¹ Zur Anatomie und Histologie des Vorder- und Zwischenhirns der Knochenfische. *Acta zool.* **1** (1920) 137-315.

vegetativen Systems bei den Wirbeltieren wurde an die Befunde HOLMGRENS angeknüpft und auf Grund von Untersuchungen an 45 Fischarten der Frage der histologischen Charakterisierung sympathischer und parasympathischer Kerne bei den Fischen nachgegangen.

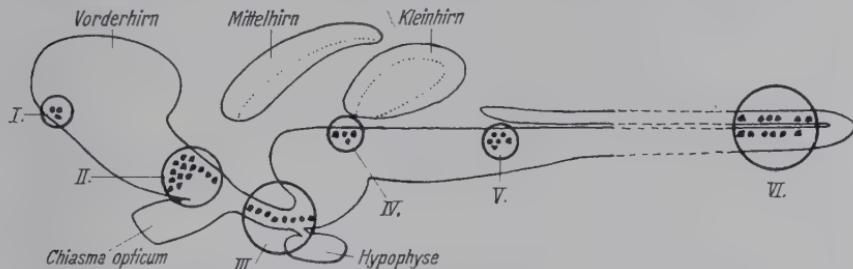


Abb. 1. Schematischer Sagittalschnitt durch ein Fischgehirn. I. Kern des Nervus terminalis. II. Nucleus praeopticus. III. Nucleus lateralis tuberis. IV. Mittelhirngruppe. V. Rautenhirngruppe (Vaguskern). VI. SPEIDELES Zellgruppe im terminalen Rückenmarksabschnitt.

Im Zentralnervensystem der Fische kommen folgende Zellgruppen als vegetative Zentren in Betracht:

1. Vom Kern des Nervus terminalis (Abb. 1, I), dessen Hauptanteil sensibler Natur ist, gehen nach KAPPERS (1921)² sympathische, Gefäße innervierende Fasern aus.

2. Im Zwischenhirn ist der Nucleus praeopticus durch seine Lage am Ende des Sulcus limitans und als Endigungsstätte von Fasern des Nervus terminalis als sympathischer Kern charakterisiert. Das gleiche gilt für den Nucleus lateralis tuberis, der vom Nucleus praeopticus abzuleiten ist (Abb. 1, II und III).

3. Im Rautenhirn haben wir die dem dorsalen Vaguskern der höheren Wirbeltiere entsprechenden Zellgruppen zu erwarten (Abb. 1, V).



Abb. 2. Zellen aus dem Kern des Nervus terminalis. a Zellen mit endocellulärem Kolloid aus dem Terminaliskern von *Xiphias gladius* (Neapel). b Zellen aus dem gleichen Kern von *Tetrodon lagocephalus* (Westafrika).

² Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. II. Haarlem 1921. S. 987.

4. HOLMGREN zählt auf Grund des histologischen Bildes eine kleine Gruppe von Nervenzellen im Boden des Mittelhirnventrikels ebenfalls zum zentralen Sympathicussystem (Abb. 1, IV).

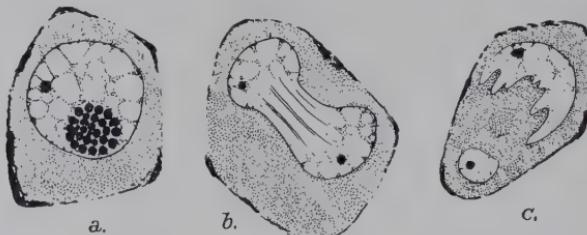


Abb. 3. Zellen aus dem Nucleus praeopticus. a von *Galeichthys feliceps* mit endonucleärem Kolloid (Südafrika). b u. c von *Tinca vulgaris*.

Vergleichen wir die Zellbilder in den genannten 5 Kernen (Abb. 2-6), so fällt uns in erster Linie die außerordentliche Polymorphie der Zellkerne auf. In jedem Falle finden wir Zellen mit tief ausgehöhlten Kernen, die vielfach fingerförmige Fortsätze aufweisen. Auch segmentierte und durch lappenförmige Umrisse

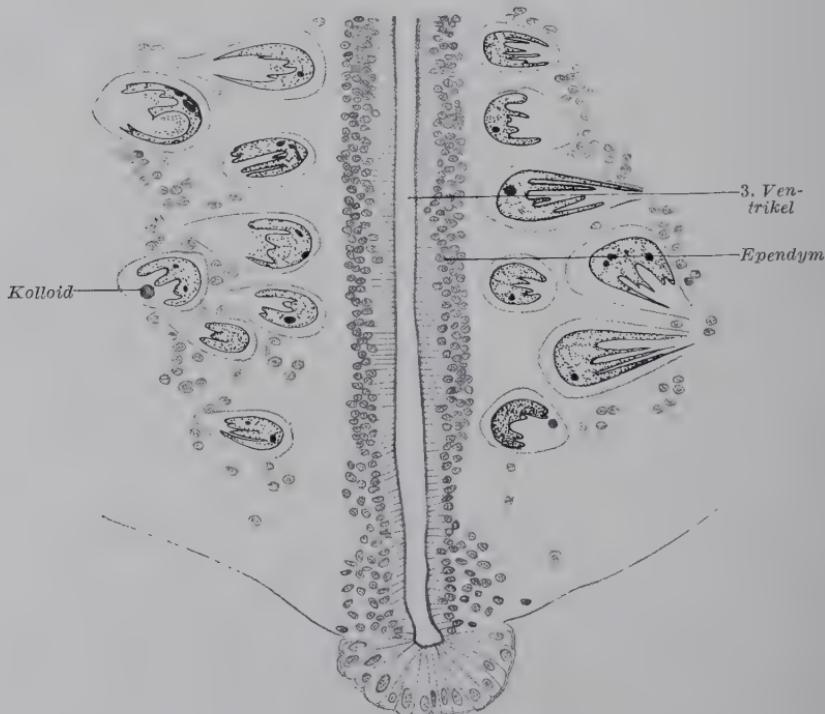


Abb. 4. Querschnitt durch den medialen Anteil des Nucleus lateralis tuberis vom Hecht (*Esox lucius*). Die Zellkerne „sehen“ mit ihren Ausläufern vom Ventrikel weg.

gekennzeichnete Kerne bieten für Ganglienzellen höchst ungewöhnliche Bilder. Diese Kernformen sind uns als Ausdruck einer sekretorischen Tätigkeit dieser Zellgruppen verständlich, worauf in einer Reihe früherer Untersuchungen bereits eingehend hingewiesen wurde (SCHARRER 1928-35). Hier interessieren uns diese Kernformen als ein den vegetativen Zellgruppen des Fischgehirns gemeinsames Charakteristikum.

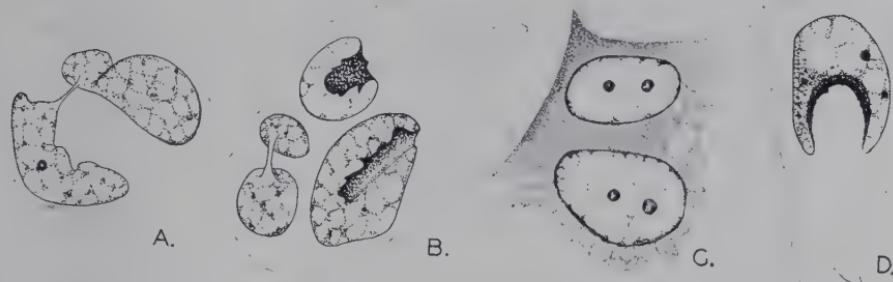


Abb. 5. Vier verschiedene Zellformen aus der Mittelhirngruppe der Elritze (*Phoxinus laevis*).

Andere, diesen Kernen gemeinsame Eigenschaften sind:

1. Die Armut an markhaltigen Nervenfasern.
2. Der Gefäßreichtum.
3. Die ventrikelnahen Lage.
4. Die sekretorische Tätigkeit (bei der Rautenhirngruppe noch nicht festgestellt).

Die genannten Eigenschaften treffen auch auf die von SPEIDEL³ beschriebene Zellgruppe im terminalen Rückenmarksabschnitt von Selachien und Teleosteen zu. Wir finden hier ebenfalls (Abb. 7, S. 240) große Nervenzellen mit ganz außergewöhnlich polymorphen Kernen, die um den Zentralkanal in unterbrochener Reihe liegen. Es handelt sich ebenfalls um sekretorisch tätige Elemente, die teils Kolloid in Tropfen und Granula produzieren, teils innerhalb der Zellkerne geschichtete Körper bilden.

Das zentrale vegetative System der Fische erweist sich damit im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den übrigen Wirbel-

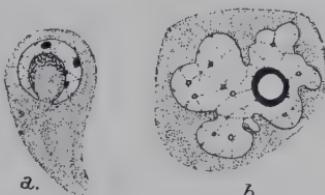


Abb. 6. Zellen aus der Rautenhirngruppe (Vaguskern). a von *Tincus vulgaris*, b von *Tetraodon lagocephalus* mit auffälligem, bläschenförmigem Nucleolus.

³ Carnegie Inst. Washington 13. Nr. 281 (1919) 1; J. comp. Neur. 34 (1922) 303.

tieren und beim Menschen in eindrucksvoller Weise einheitlich histologisch charakterisierbar. Nur vereinzelt finden wir bei den übrigen Wirbeltieren in den homologen Kernen ähnliche Zellbilder und es wird bei diesen unmöglich einen »vegetativen« Zelltyp aufzustellen.

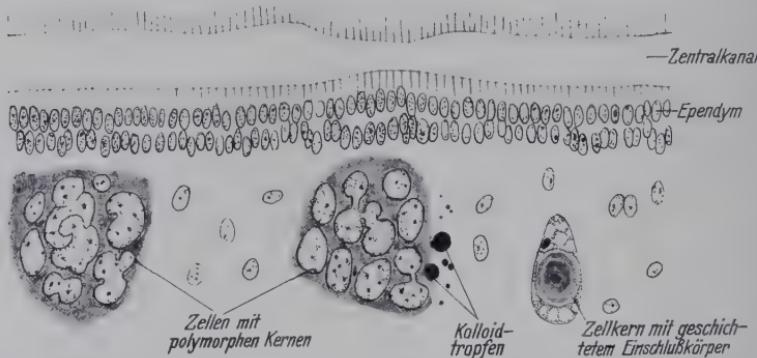


Abb. 7. Sagittalschnitt durch den hinteren Abschnitt des Rückenmarks von *Scyllium catulus* mit den von SPEIDEL beschriebenen Zellen (Neapel).

29. Herr Prof. Dr. W. WUNDER (Breslau):

Unzweckmäßige und zweckmäßige Verheilung schwerer Verletzungen beim Karpfen.

Daß es eine unzweckmäßige Verheilung geben soll, erscheint zunächst unmöglich, denn in der Tatsache der Ausheilung einer schweren Verletzung erblicken wir ja schon von vornherein eine zweckmäßige Einrichtung. Es kann nun aber wirklich bei schweren Verletzungen die Ausheilung so vonstatten gehen, daß dadurch der tierische Organismus eines lebenswichtigen Organes beraubt wird und trotz der Verheilung der Wunde nach längerer oder kürzerer Zeit zugrunde gehen muß. Beim Karpfen kann der Fischotter mit seinen scharfen Zähnen die ganze Kopfspitze abbeißen bis in die Gegend der Nase, so daß die Lippen, die Kiefer und die Muskulatur in der Gegend des Maules entfernt sind und eine große Haut-, Fleisch- und Knochenwunde klafft. Es setzt nun eine sonst zweckmäßige Reaktion ein, indem sich die Wundränder zusammenziehen und so einen möglichst weitgehenden Verschluß der Wundstelle herbeiführen. Bei der Ausheilung geht jedoch der Verschluß so weit, daß unter Umständen nur noch eine ganz kleine runde Öffnung an der Kopfspitze stehen bleibt, die jedoch in vielen Fällen sogar ebenfalls verschwindet. Der Fisch hat also

dann die Mundöffnung eingebüßt und ist nicht mehr imstande, in normaler Weise Nahrung aufzunehmen. Man hat behauptet, daß solche Fische hinter den Kiemenbogen durch Nahrungstiere fangen und sich auf diese Weise zu ernähren vermögen. Die wenigen Lebewesen, welche so in den Darm gekommen sein könnten, genügen jedoch auf keinen Fall zur normalen Ernährung. Der Karpfen vermag jedoch in der kühleren Jahreszeit unter Umständen ein halbes Jahr ohne Nahrung auszuhalten. Zur Verheilung derartiger Wunden dürfte etwa ein Vierteljahr notwendig sein. Täuschungen sind nun noch besonders deshalb möglich, weil vielfach Karpfen während der kühleren Jahreszeit lange Zeit Nahrungsreste im Darm zurückhalten, so daß der Schluß unberechtigt ist, es wäre erst vor kurzer Zeit gefressen worden, wenn noch etwas Darminhalt vorgefunden wird. Bei der Beobachtung solcher Fische hat es sich jedenfalls herausgestellt, daß sie einige Zeit nach der Verheilung immer magerer und magerer werden und daß sie wohl trotz der vollständigen Ausheilung der Wunde nicht allzu lange mehr aushalten können. Bei den Bißverletzungen in der Kopfgegend können nun aber auch gebrochene Teile der Kiefer, deren zugehörige Nerven vielfach ebenfalls beschädigt sind, am Fischkörper hängen bleiben. Sie werden bei der Verheilung zum Verschluß der Wundstelle mit herangezogen, wodurch die eigenartigsten Bilder entstehen können. Auch in diesen Fällen ist eine Nahrungsaufnahme auf dem gewöhnlichen Wege nicht mehr möglich.

Starke Verletzungen am Karpfenkörper können hauptsächlich auch durch die Schilfsense verursacht werden. Manche Schnitte entfernen z. B. die Rückenflosse bis auf den Grund. Von besonderem Interesse sind tiefe Schnittverletzungen, welche die Rückenflosse berühren und schräg über die Körperseite laufen. Dabei kommt es zu einer eigenartigen Veränderung am Fischkörper, die uns zunächst nur schwer verständlich erscheint. Die Rückenflosse wird nämlich während der Verheilung verdoppelt. Es wächst außer der normalen Rückenflosse eine zweite entsprechend der Schnittverletzung auf die Körperseite herunter. Die Erscheinung erklärt sich so, daß die Rückenflosse aus einer rechten und linken Hälfte besteht, von denen die eine durch den Narbenzug an der Wundstelle auf die verletzte Seite herunter gezogen wird. Dabei tritt je nach der Lage der Verletzung eine mehr oder weniger vollständige zweite Rückenflosse auf, die hinten, vorne oder in der Mitte mit der normalen Rückenflosse in Verbindung treten

kann. Der Narbenzug bewirkt auch vielfach bei entsprechender Schnittführung eine Verlagerung der einen Bauchflosse, die auf die Körperseite heraufrückt. Noch eine weitere interessante Tatsache wurde bei der Ausheilung derartiger Verletzungen festgestellt. Bei Karpfen, die sonst keine oder fast keine Schuppen in der Haut aufweisen, treten bei der Vernarbung zahlreiche dicht zusammengedrängte Schuppen auf. Es sieht so aus, wie wenn der Fischkörper nunmehr nachträglich ein Panzerkleid zum Schutz der Wundstelle anlegen würde. Auch bei anderen Verletzungen wurde die gleiche Erscheinung immer wieder beobachtet. Bei der Wundheilung werden offenbar die verkümmerten Schuppenanlagen, welche in der Haut der Lederkarpfen vorhanden sind, zur Ausbildung von Schuppen angereizt.

Durch Narbenzug erklärt sich auch eine andere ganz merkwürdige beim Karpfen beobachtete Erscheinung. Nach einer schweren Verletzung des Schultergürtels und offenbar nach Beschädigung des Nerven, der die eine Brustflosse versorgte, war eine Verkümmерung und Verlagerung der betreffenden Brustflosse unter den Kiemendeckel eingetreten. Die zusammengebogene Flosse hatte eine starke Veränderung der Kiemenbogen zur Folge, deren Blättchen zum großen Teil verkürzt waren. Auch in diesem Fall können wir bestimmt nicht von einer zweckmäßigen Reaktion nach der schweren Verletzung sprechen. Es schaltet nicht nur die eine Brustflosse für den Fischkörper völlig aus, sondern nach ihrer Verlagerung unter den Kiemendeckel bewirkt sie eine teilweise Verkümmierung der Kiemenblättchen.

Gegenüber den bisher besprochenen Heilungsvorgängen muten nun diejenigen, denen wir uns nun zuwenden, außerordentlich zweckmäßig an. Der Fischreiher sticht beim Beutefang mit seinem spitzen Schnabel in den Leib des Karpfens und verursacht dadurch schwere Verletzungen. Wird der Räuber bei der Mahlzeit gestört, so entkommen unter Umständen die beschädigten Fische und sie heilen im Wasser wieder aus. Man würde nun denken, daß bei dem vielgewundenen Verlauf des Darms eine richtige Funktion nach der Verletzung nicht mehr möglich sei. Der Karpfendarm ist in Schlingen gelegt und er weist etwa die 2,5fache Länge des Fischkörpers auf. Die Einstiche in den Leib erfolgen nun meistens hinter und in Ausnahmefällen sogar vor der Bauchflosse. Das heißt, sie können selbstverständlich auch in anderen Gegenden auftreten, der Fischkörper scheint aber dann nicht mehr imstande zu sein, den Schaden auszugleichen. Bei den Stichverletzungen

in den Darm wächst an der Wundstelle der verletzte Darm an der Bauchwand fest und es bildet sich vielfach ein kraterförmiger widernatürlicher After, der nunmehr die Aufgabe der Kotabscheidung übernimmt. Nur der vordere Darmabschnitt bis zu dem widernatürlichen After bleibt in Tätigkeit, während der Darm von hier an bis zum natürlichen After mehr oder weniger stark verkümmert. Er kann entweder noch als dünner Strang mit ganz kleinem Hohlraum nachgewiesen werden oder er ist nur noch als winzig kleines Fädchen festzustellen, das den Zusammenhang mit dem übrigen Darm verliert. Der After wächst zu. Bei Darmverletzungen können unter Umständen auch benachbarte Darmabschnitte gleichzeitig beschädigt werden. Man hat dann den Eindruck, daß der Organismus nach dieser schweren Verletzung eine Zeitlang keinen richtigen Ausweg findet. Manche Darmteile werden trommelförmig aufgetrieben und die Kotmassen stauen sich hier an, bis schließlich die Verbindung mit dem widernatürlichen After hergestellt ist, der dann die Ableitung nach außen übernimmt.

Durch Stichverletzungen des Reiher Schnabels kommen vielfach auch Beschädigungen der Schwimmblase zustande. Die Einstiche gelangen meistens von der Rückengegend her in eine Abteilung der Schwimmblase, die dann sehr starke Veränderungen aufweist. Besonders als Reaktion auf eine Verschmutzung der Wundstelle ist die Ausbildung von Eitergängen in der Schwimmblasenwand bei der Einstichstelle und die Abscheidung einer wässrigen Flüssigkeit zu deuten, welche die betreffende Schwimmblasenabteilung ganz unglaublich ausdehnen kann. Im Innern solcher wassergefüllten Schwimmblasen wuchert dann gelegentlich auch geschwulstähnliches gallertiges Gewebe, das wohl aus Zellen hervorgegangen ist, welche von der Schwimmblasenwand losgestoßen wurden. Alle diese pathologischen Erscheinungen sind für uns in diesem Zusammenhange von keinem Interesse. Wir können jedoch bei solchen Fällen gelegentlich besonders eigenartige Feststellungen machen. Beim Einstich in den Fischkörper kommt es nämlich vielfach auch zum Bruch von Rippen und zur Verlagerung skelettbildenden Materials. Die aufgetriebene Schwimmblase kann auf diese Weise an Stellen, an denen kein Schutz durch Rippen gegeben ist, die dünne Körperwand etwas nach außen vorstülpfen und sich unregelmäßig vorbuchen. Wir machen nun gelegentlich die interessante Feststellung, daß an den Bruchstellen oder an den Enden gebrochener

Rippen eigenartige Knochenplatten gebildet werden. Man ist nun geneigt, wiederum darin eine zweckmäßige Reaktion des Fischkörpers zu sehen. An den ungeschützten Stellen wird sozusagen versucht, durch solche Knochenplatten Schutz zu gewähren. Die Ausbildung des Knochens in dieser Form erklärt sich wahrscheinlich so, daß das Regenerationsmaterial an den gebrochenen Rippenenden, das ja zunächst noch weich ist, durch den Druck der prall gefüllten Schwimmblase flach gepreßt wird und auf diese Weise die Knochenplatten zur Entwicklung bringt.

Die Erscheinung, daß isolierte Teilstücke der Schwanzflosse eine mehr oder weniger selbständige Entwicklung durchmachen, ist bekannt. Auch beim Karpfen wurden nach tiefen Einschnitten in die Flosse kleinere Teile, wie Anhängsel, selbständig ausgebildet. Eine eigenartige Form der Schwanzflosse, der sogenannte Wirtelschwanz, wird in seiner Entstehung so aufgefaßt, daß nach einer Trittverletzung verschiedene Abschnitte des Schwanzflossen-skelettes und des Endstückes der Wirbelsäule verlagert wurden und auf diese Weise die dreikantige Form der Schwanzflosse aus sich hervorgehen ließen.

Auf eine Erscheinung bei Schwanzverletzungen soll noch eingegangen werden. Der Fischotter kann statt am Vorderende des Karpfenkörpers zu beginnen, ebensogut auch zunächst ein Stück vom Hinterende abbeißen. Dabei wird vielfach die gesamte Schwanzflosse, das Endstück der Wirbelsäule und die Muskulatur entfernt, so daß unter Umständen hinter der Rücken- und Afterflosse nur noch ein kurzer Stummel stehen bleibt. Die Schwanzflosse wird in diesem Fall nicht neu gebildet. Wohl aber deutete man die Erscheinungen so, daß sie in ihrer Tätigkeit durch die Rückenflosse und durch die Afterflosse ersetzt werden könne, welche eine Verlagerung nach dem Hinterende zu erfahren. An einem umfangreichen Material von frischen und in verschiedenen Stadien der Ausheilung begriffenen Verletzungen läßt sich zeigen, daß offenbar nur dann eine Verlagerung der Rückenflosse oder Afterflosse oder beider Flossen erfolgt, wenn sie in direkter Beziehung zur Wundstelle stehen. Die Verlagerung der Flossen erfolgt offenbar durch den Narbenzug. Auch bei der Verheilung solcher Schwanzstummel wurde wiederum die Beobachtung gemacht, daß an der Narbenstelle zahlreiche Schuppen auftraten, während in der Fischhaut sonst bei diesen Karpfen keine oder fast keine Schuppen vorhanden waren.

Zusammenfassend können wir sagen, daß nach Funden aus der Teichwirtschaft die Ausheilung schwerer Verletzungen beim Karpfen beobachtet wurde. Es gelang, Reihen zusammenzustellen von einer frischen Verletzung bis zur vollständigen Ausheilung. Die Verletzungen sind hauptsächlich auf Fischfeinde, wie Fischotter und Reiher, zurückzuführen. Außerdem spielen die Verletzungen durch die Schilfsense eine wichtige Rolle.

Als unzweckmäßig erscheint der vollkommene Verlust der Mundöffnung nach schwerer Beschädigung der Kopfgegend. Auch die Verdoppelung der Rückenflosse oder die Verschiebung der einen Brustflosse unter den Kiemendeckel, wobei die Kieme weitgehend verkümmert, können nicht als zweckmäßig gedeutet werden.

Dagegen sind wir überrascht, wie außerordentlich weitgehend das Regulationsvermögen des Fischkörpers bei Darmverletzungen ist. An der Einstichstelle wird ein widernatürlicher After gebildet und es funktioniert nur noch das vordere Darmstück, während der hintere Abschnitt ebenso wie der After zuwächst. Die Verlagerung der Rücken- und Afterflosse an die Stelle der verlorenen Schwanzflosse wird durch Narbenzug erklärt.

Es sind Versuche im Aquarium und in Versuchsteichen im Gange, in denen noch mehr Einzelheiten über die Verheilung schwerer Verletzungen beim Karpfen festgestellt werden sollen.

30. Herr Dr. ERICH RIES (Leipzig):

Zelldifferenzierungen und vitale Färbung.

(Nach gemeinsamen Untersuchungen mit M. GERSCH.)

Zelldifferenzierungen, Zellspezialisierungen und besondere Funktionsperioden können mit Hilfe vitaler Färbungen vielfach selbst da nachgewiesen werden, wo rein morphologische Kriterien versagen oder allein nicht ausreichen. So wissen wir durch die Untersuchungen von SPEK, daß in dem Ei von *Nereis* und einiger anderer Organismen eine polare Sonderung eintritt, bei der saure Kolloide an den vegetativen Pol, basische Kolloide an den animalen Pol wandern. SPEK nimmt an, daß das auf Grund einer »Kataphorese in lebenden Zellen« geschieht. Es ergeben sich dadurch recht extreme p_{H_2} -Unterschiede, die sich vor allem vital-färberisch, etwa mit Neutralrot, leicht nachweisen lassen. Es erscheinen also schon vor Beginn der Furchung Sonderungs-

prozesse, die sich natürlich in der späteren Entwicklung wegen der ungleichen Verteilung der polarisierten Plasmasubstanzen auswirken müssen.

Wir untersuchten nun zunächst die Eier und Entwicklungsstadien von *Aplysia*, um vor allem zu klären, ob diese Sonderungsprozesse sich auch auf das Redoxpotential des vegetativen und animalen Materials beziehen, welchen Anteil die Cytoplasmakomponenten daran haben, und ob sich eine direkte Beziehung zu der später einsetzenden Zelldifferenzierung erkennen lässt. Dann wollten wir feststellen, ob solche Sonderungsprozesse nur bei streng determinierten Entwicklungstypen auftreten oder sich auch z. B. bei typischen Regulationseiern finden.

Bei *Aplysia* ergab sich folgendes: Mit Beginn der Richtungskörperbildung wandern die großen Eiweißdotterschollen an den vegetativen Pol, der Fettdotter sammelt sich überwiegend in einer mittleren Zone an und die Mitochondrien konzentrieren sich an dem animalen Pol. Die Eiweißdotterschollen stellen eine besonders saure Phase dar, ihr p_H beträgt nach Vitalfärbung mit verschiedenen Indikatoren etwas über 6; ihr I. E. P., der nach der Methode von PISCHINGER festgestellt wurde, entspricht einem p_H von etwa 6,2. Demgegenüber weist das animale Material ein p_H von etwas unter 8 auf. Auf die Methodik und Fehlerquellen der p_H -Bestimmung möchte ich hier nicht eingehen, zumal wir an anderer Stelle schon darüber berichtet haben (RIES und GERSCH, 1936). Hand in Hand mit dieser Sonderung tritt in den verschiedenen Eibezirken ein ganz verschiedenes Oxydo-Reduktionsvermögen auf; der animale mitochondrienreiche Pol weist ein relativ stärkeres Oxydationsvermögen auf als der vegetative. So wird die Leukobase des Methylenblau am animalen Pol oxydiert und verteilt sich dann sekundär in der ganzen Eizelle, um darauf vor allem von den saureren Substanzen angereichert bzw. in einer besonderen Zone gespeichert zu werden. Umgekehrt wird Janusgrün zunächst nur vom vegetativen Material zum roten Diäthylsafranin reduziert und erst zuletzt vom animalen Material. Was hier aber vom animalen und vegetativen Material gesagt wird, gilt in gleicher Weise von den Furchungszellen, die dies Material übernehmen, denn es werden die gesonderten Plasmasubstanzen durch eine gesetzmäßige Folge von teils quantitativ und qualitativ aequalen, teils inaequalen Teilungen auf die Furchungszellen verteilt, wobei sich während der frühen Furchungsteilungen vor der Abschnürung der Mikromeren in den Makromeren noch

einmal entsprechende Sonderungsprozesse wiederholen wie in der Eizelle.

Darüber hinaus ließen sich aber noch weitere Differenzierungen durch Anfärbung mit der Leukobase des Methylenblau nachweisen. Schon vom 4-Zellenstadium ab zeichnet sich eine Zellfolge, nämlich die, die sich von den Zellen 1c und 2c ableitet, durch besonders kräftige und raschere Rongalitweiß-Reaktion aus, obgleich sie morphologisch in keiner Weise sonst von den übrigen Zellen zu unterscheiden ist. Diese Zellfolge läßt sich bis zu den Velarzellen der primitiven Larve verfolgen. Danach haben also die Velarzellen von vornherein ein stärkeres Oxydationsvermögen durch die Plasmasonderung zuerst bekommen. Wir müßten dabei allerdings die Vorstellungen vom CARAZZI, SAUNDERS und POOLE, daß die Velarzellen wohl vom B-Quartett abzuleiten seien, revidieren. Die Velarzellen sind weiterhin die ersten Zellen, in denen die typische granuläre Farbstoffspeicherung durch Lipochondrien einsetzt, während sich in den übrigen Zellen noch Mitochondrien an der Farbstoffspeicherung beteiligen und die Lipochondrien durch Neutralfette »blockiert« sind.

Eine andere sehr instruktive Zellfolge ließ sich durch Anfärben mit sauren kolloidalen Farbstoffen feststellen. Trypanblau und Pyrrolblau werden auch bei tagelangem Aufenthalt in relativ starken Lösungen nur von den beiden sogenannten Analzellen und von bestimmten Zellen angereichert, aus denen bei der schlüpfenden Larve das Fußepithel, das Opercularepithel und das Velum werden. Es zeigt sich also auch hier, daß vor der morphologisch erkennbaren Zelldifferenzierung physiologische Spezialisierungen auftreten. Weiterhin läßt sich aus diesen Ergebnissen der Anfärbung mit sauren kolloidalen Farbstoffen schließen, daß die als primitive und sekundäre Niere beschriebenen Organe noch nicht exkretorisch funktionieren, sondern daß diese Funktion bei der frühen Larve von den beiden Analzellen und vom Fußwulst, beim Veliger vom Opercularepithel und dem Mantelrandwulst ausgeübt wird. Auch hier ließen sich verschiedene Funktionsperioden bei den einzelnen Zellen unterscheiden, je nachdem ob zunächst diffuse, darauf flockige oder endlich typisch granuläre Färbung eintritt.

Wir versuchten dann bei *Aplysia*, ob sich diese verschiedenen Sonderungsprozesse nicht auch am fixierten und gefärbten Präparat noch in irgendeiner Form erkennen lassen. Es ergab sich dabei jedoch, daß unmittelbar nach Absterben der Zellen die Bedingungen

für die Färbbarkeit grundsätzlich andere werden als bei der vitalen Farbstoffspeicherung: es hören mit dem Zelltode nicht nur die besonderen Permeabilitätsverhältnisse des lebenden Systems auf, sondern es erfolgt mit dem Zelltode eine Denaturierung der Eiweißkörper, die nun erst den Farbstoff absorbieren können, wobei ihr I. E. P. eine entscheidende Rolle spielt, während vorher die Wasserstoffionenkonzentration der betreffenden Plasma-Phasen neben der Permeabilität für die vitale Färbung vor allem bestimend war. Der I. E. P. der Eiweißstrukturen im toten Präparat weist nun aber bei manchen Zellstrukturen überhaupt keine Beziehungen zum p_H der Phasen im lebenden System auf. Es ergab sich so u. a. die überraschende Erscheinung, daß das im Leben besonders basisch reagierende animale Polplasma durch seinen Ergastoplasmareichtum nach dem Zelltode am stärksten sauer wurde, wodurch geradezu eine Umkehr des Aufnahmevermögens für basische und saure Farbstoffe zwischen totem und lebendem System schon unabhängig von der Fixierung eintrat.

Die Versuche an *Aplysia* ermutigten uns nun, auch bei anderen Tieren das Eintreten physiologischer Differenzierungen während der Embryonalentwicklung zu untersuchen. Aus einer größeren Reihe möchte ich einige Beispiele hier herausheben.

Die Eier des Egels *Herpobdella*, die aus frisch abgelegten Cocons entnommen wurden, zeigten keinerlei entsprechende Sonderungsprozesse während der Richtungskörperbildung in bezug auf p_H -Unterschiede und damit in bezug auf die vitale Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen, obgleich auch sie dem Spiralfurchungstyp gehorchen. Es fehlt hier der großschollige saurere Eiweißdotter, der die Sonderungsprozesse im *Aplysia*-Ei so auffällig machte. Die von DIMPKER u. a. nach histologischen Präparaten beschriebenen Polplasmen ließen sich bei der vitalen Färbung nicht hervorheben. Trotzdem zeigen die frühen Furchungsstadien bedeutende Unterschiede in der Vitalfärbbarkeit. So speichern hier die Mikromeren im Gegensatz zu *Aplysia* die Farbstoffe bedeutend stärker als die Makromeren, weiterhin stellten sich bald auch unter den Mikromeren Unterschiede ein, die nicht einfach allein durch p_H -Differenzen zu erklären sind. Vor allem aber bilden sich während der beiden ersten Furchungsteilungen deutliche Sonderungserscheinungen in bezug auf das Redoxpotential heraus.

Bei den Furchungsstadien von Ascidien, wie z. B. *Phallusia*, *Ciona* u. a., fehlen auffälligere Unterschiede bei der

vitalen Färbung. Bei Anfärbung mit stark metachromatischen Farbstoffen, wie z. B. Toluidinblau, waren zwar die Nuancen der Anfärbung bei den einzelnen Zellen etwas verschieden, aber es läßt sich dies kaum auf größere p_{H} -Differenzen der vitalfärbbaren Phasen zurückführen, da so empfindliche und gerade in den entsprechenden Bereichen umschlagende Indikatoren, wie Neutralrot und Nilblauchchlorhydrat, keine deutlichen Farbunterschiede zwischen den Furchungszellen ergeben. Allerdings färben sich die einzelnen Furchungszellen nicht völlig homogen und diffus, sondern lassen eine bestimmte Architektur in bezug auf Farbton und Stärke bzw. Speicherung erkennen.

Dagegen läßt sich schon eine polare Differenzierung in der Eizelle mit Hilfe von Leukomethylenblau nachweisen. Es bläut eine Zellkuppe besonders stark und rasch. Die erste Furchungsebene verläuft jedoch nicht entsprechend dieser Sonderung, sondern verteilt etwa aequale Hälften von diesem Plasma, das wahrscheinlich nach Lage und prospektiver Bedeutung dem gelben Plasma von Conklin bei *Cynthia* entspricht. Auf dem 4-Zellenstadium heben sich nur 2 stärker bläuende Zellen ab, vor allem ist bei ihnen eine raschere Farbstoffoxydation festzustellen, die sich jedoch auch wiederum nicht auf die gesamte Zelle bezieht. Es würde zu weit führen, hier ausführlich auf diese Fragen einzugehen; wesentlich erscheint die Feststellung, daß auch in den Ascidien-Eiern, die nicht von vornherein durch ungleiche Pigmentierung verschiedener Plasmasorten charakterisiert sind, sich physiologische Ungleichheiten vitalfärberisch nachweisen und bis zur fertigen Larve verfolgen lassen. Leider glückte wegen der außerordentlich raschen Entwicklung des *Ciona*- und *Phallusia*-Eies, aus dem in 24 Stunden schon die Larve hervorgeht, keine Anfärbung mit sauren kolloidalen Farbstoffen.

Außerordentliche Unterschiede im vitalfärberischen Verhalten ergaben dagegen die Follikelzellen und die Testazellen vor allem bei *Ciona*: die Follikelzellen sind bis auf den sehr leicht elektiv vitalfärbbaren sauren Kern relativ alkalisch, so daß eine Reihe von basischen Farbstoffen in ihren Plasmawaben ausflockt, während die Testazellen relativ saure Einschlüsse enthalten und daher in besonders starkem Maße basische Farbstoffe speichern. Die Testazellen erschweren so geradezu die Vitalfärbung der Eizelle, weil sie den basischen Farbstoff vorher »abfangen«. Mit manchen Indikatoren, wie z. B. Nilblauchchlorhydrat, erhält man daher recht farbenfrohe Bilder: ein Strahlenmantel von rosa ge-

färbten Follikelzellen mit blaugefärbtem Kern umgibt die lebhaft blaugrün gefärbte Hülle von Testazellen und im Innern liegt die blauviolette Eizelle.

Im Gegensatz zu den Ascidien und den Tieren mit Spiralfurchung besitzen die Seeigel bekanntlich typische Regulations-eier, bei denen von vornherein eigentlich keine sehr weitgehende plasmatische Differenzierung zu erwarten war. Dementsprechend konnten wir keine Sonderungsprozesse bei der Eireifung bis auf geringe Unterschiede zwischen Corticalplasma und Eiplasma im Innern und auch keine weiteren vitalfarberischen Differenzierungen bis zum Blastulastadium nachweisen. Leider erhielten wir von dem klassischen Objekt BOVERIS, *Strongylocentrotus lividus*, niemals Eier mit Pigmentring. Hier würden sich zweifellos bei dem starken Speicherungsvermögen, das die Pigmentkörnchen ja auch in den Eiern von *Arbacia* oder bei vielen Amphibien besitzen, stärkere Unterschiede verschiedener Zonen gezeigt haben. So ergaben unsere Untersuchungen mehr cytologische Aufschlüsse über das Verhalten der Zellorganelle und des Pigments während der Entwicklung und bei der vitalen Färbung.

Wir unternahmen vor allem bei *Psammechinus miliaris* auch ausgedehnte Versuche über das Reduktions- und Oxydationsvermögen der Zellen für verschiedene Farbstoffe und unter verschiedenen Sauerstoffspannungen, ohne dabei bis zur Mesenchymbildung bemerkenswerte Unterschiede aufdecken zu können. Allerdings besitzt das unbefruchtete reife Ei ein viel stärkeres Oxydationsvermögen als die Entwicklungsstadien. Immer wieder erstaunten wir über die außerordentliche Widerstandsfähigkeit der Keime bei unseren Vitalfärbungsversuchen: Furchungsstadien, deren Redoxpotential (r_H) infolge Sauerstoffmangels künstlich auf etwa 7–8 (gegenüber etwa 21–22 unter natürlichen Bedingungen) gesunken war, und die dementsprechend alle unsere basischen Vitalfarbstoffe bis auf Neutralrot vollständig reduzierten, entwickelten sich nahezu ungestört weiter.

Erst von Beginn der Mesenchymbildung an treten jedoch zunehmende Unterschiede zwischen den verschiedenen Zelltypen hervor, was sich besonders gut mit sauren Farbstoffen und in schwächerem Maße auch bei Farbstoffreduktion ergibt. Bei der Gastrula speichern zunächst die Mesenchymzellen saure Farbstoffe, im entwickelten Pluteus tritt dagegen granuläre Speicherung im Trochus ein.

Die Anfärbung früher Furchungsstadien mit Trypanblau ergab uns außerdem recht eigenartige Entwicklungsanomalien. Unter der Einwirkung von Trypanblau, und zwar nur dieses einen Farbstoffes, der nach unseren Erfahrungen auch sonst zu eigenständlichen Wuchsformen, z. B. bei einer Bryozoe, anregt, entstehen vor allem aus den Gastrulationsstadien, nicht mehr hingegen aus fortgeschrittenen Larvenstadien, unregelmäßig gelappte und durchlöcherte Mißbildungen, die schließlich in frei für sich bewegliche, oft verzweigte Ectodermwürste oder -kugeln mit oder ohne Mesenchym im Innern zerfallen können. Wir wollen dieses Verhalten noch näher analysieren.

Von unseren Ergebnissen an Axolotl-Keimen und Hühnchen-Embryonen möchte ich hier nur erwähnen, daß es mit Hilfe vitaler Färbungen möglich war, ganz verschiedene Funktionsperioden bei den Zellen im Laufe der Embryonalentwicklung zu unterscheiden. Beim Hühnchen ließen sich z. B. bei mehreren Geweben drei verschiedene Perioden erkennen: Zunächst ein Stadium gänzlich undifferenzierter, typisch frühembryonaler Zellen, etwas bis zum 2.—4. Bebrütungstag, dann ein Stadium erhöhter granulärer Speicherungsfähigkeit durch die Lipochondrien und endlich einige Tage bis Stunden vor dem Schlüpfen außerdem noch eine starke Farbstoffspeicherung durch den nun besonders aktiv tätigen Golgiapparat. Durch diese letzte Veränderung im Verhalten bei der Vitalfärbung zeigt sich bei manchen Zelltypen jedenfalls der Beginn des Arbeitsrhythmus an.

Daß diese Perioden nicht etwa nur bedeutungslose und geringfügige Veränderungen im Leben der Zelle darstellen, ergibt sich wohl schon zur Genüge aus der Tatsache, daß die Pancreaszelle des Hühnchens z. B. nur während der dritten Periode *in vitro* züchtbar ist, und daß diese Züchtbarkeit dann etwa 10 Tage nach dem Schlüpfen des Kükkens allmählich erlischt, wenn die mitotische Vermehrungsperiode der Zellen abzuklingen beginnt und das zelluläre Wachstum durch successive Volumverdoppelung anfängt (I. FISCHER und E. RIES 1936).

Ganz entsprechende Perioden waren beim Axolotl zu unterscheiden. Nur dauert die erste Periode hier bei verschiedenen Geweben fast bis zum Schlüpfen der Larven, und die dritte wird unter Umständen erst einige Tage nach dem Schlüpfen erreicht. Dies unterschiedliche Verhalten der Gewebe verschiedener Tiere erklärt sich, wie der Vergleich zwischen Axolotl und Hühnchen zeigte, zweifellos bis zu einem gewissen Grade dadurch, daß die

einzelnen Funktionsperioden entsprechend den sehr verschiedenartigen Entwicklungs- und Ernährungsbedingungen der embryonalen Gewebe ungleich schnell erreicht werden.

Und endlich ein letztes Beispiel: Die Gewebezüchter klagen oft darüber, daß so schwer ein Kriterium für eine sichere Differentialdiagnose verschiedener Gewebsarten zu finden sei. So ist man praktisch bei der Unterscheidung von Epithel und Bindegewebe bis auf wenige Ausnahmen auf die Wachstumsart, ob in zusammenhängenden Verbänden und Lamellen oder grasartig sprößend und auseinander strebend und nur mit Plasma-Ausläufern zusammenhängend, angewiesen. Dieses Kriterium versagt aber schon bei einzeln liegenden, versprengten Zellen. Auch hier gibt uns die Vitalfärbung manchmal eine Möglichkeit, rasch und zuverlässig zwei Gewebearten auseinander zu halten. Sei es durch das verschiedene Aufnahmevermögen für saure Farbstoffe oder aber auch durch die ganz verschiedenen rasch und intensiv eintretende Speicherung basischer Vitalfarbstoffe, wodurch bei richtiger Dosierung des Farbstoffes nahezu elektive Färbungen erreicht werden können.

31. Herr Dr. ANTON KOCH (Breslau):

**Bau und Entwicklungsgeschichte der Mycetome
von *Lyctus linearis* Goeze.**

(Aus dem Zoolog. Institut Breslau.)

(Mit 7 Abbildungen.)

1927 veröffentlichte GAMBETTA, eine Schülerin PIERANTONIS, eine kurze Abhandlung über eine neue Symbiose, die sie bei *Lyctus linearis*, dem Splintkäfer, entdeckt hatte. Was uns besonders an dieser Mitteilung interessierte, war, daß bei einem Vertreter der Coleopteren erstmalig das Vorkommen von 2 verschiedenen Symbionten nachgewiesen wurde¹.

Sitz der pflanzlichen Gäste sind hier 2 Mycetome, die in Larve, Puppe und Imago isoliert vom Darm und den übrigen Organen in die seitlichen Fettkörperlappen eingeschlossen sind. Jedes dieser Organe setzt sich aus zwei wohlunterscheidbaren

¹ 1933 deckte H. J. STAMMER 2 weitere derartige Fälle auf: bei *Trixagus dermestoides* L., der vielleicht sogar 3 verschiedene Symbionten besitzt, und bei *Bromius obscurus* L., der 2 Symbionten beherbergt, deren einer dem einen Lyctiden-symbionten außerordentlich ähnlich ist.

Bezirken zusammen, die schon durch ihre verschiedene Färbbarkeit auffallen. Eine Rindenschicht, welche sich kräftig mit Kernfarbstoffen tingiert, birgt den einen Symbionten, eine hellere Markschicht den zweiten. Durch direkten Übertritt aus den Mycetomen in das Ei werden die Symbionten auf die Nachkommen vererbt.

Irgendwelche Angaben über die Genese der symbiotischen Organe sowie genauere Details über diese Käfersymbiose gab GAMBETTA nicht. Aber aus GAMBETTAS Mitteilung geht doch hervor, daß diese neu entdeckte Symbiose ganz aus dem Rahmen aller übrigen bis dahin bekannten Symbiosen xylophager Coleopteren herausfällt. Vergleichbare Einrichtungen weist nur *Oryzaephilus surinamensis* L., ein Cerealienfresser, auf, der im System zu einer den Lyctiden verwandtschaftlich nahestehenden Käfergruppe, den Cueujiden, gehört.

Eine gründlichere Untersuchung der Lyctiden versprach daher mancherlei interessante Parallelen dieser Coleopterensymbiosen. Ein Massenaufreten von *Lyctus linearis* in einem Breslauer Furnierwerk setzte mich dann in die Lage, mir größere Mengen dieses Holzschädlings zu verschaffen und so war es mir möglich, eine eingehendere Bearbeitung dieses Objektes selbst in Angriff zu nehmen.

Wie ich einleitend schon betont habe, liegen die beiden Mycetome, die bei der Larve 200 μ lang sind, dorsolateral im hinteren Körperdrittel vor der vorderen Enddarmschlinge, eingebettet in die Fettkörperlappen.

Dreierlei Elemente beteiligen sich an ihrem Aufbau: 7-12 Syncytien mit mächtigen langgestreckten Kernen beherbergen einen kleinen coccenartigen Symbionten, der etwa 0,5-0,8 μ mißt. Sie machen die Hauptmasse des Organes aus. Gürtelförmig reiht sich um diesen Verband der MarksSyncytien eine Kette von 8 bis 14 großen halbkugeligen Rindensyncytien, die beulenartig über die Mycetomoberfläche hervorragen. Ihre Kerne sind kleiner rundlicher; ihre Symbionten stärker färbbar und rosettenförmig. Umkleidet ist das Organ von einem Plattenepithel, das sich auch zwischen Rinden- und Markzone einschiebt (Abb. 1). Feinste Tracheenäste umspinnen allseitig das Mycetom und dringen auch zwischen die Mycetocyten ein.

Während der Puppenruhe erleiden die Mycetome keinerlei Veränderungen, sie werden lediglich weiter nach vorne verlagert in Zusammenhang mit dem Umbau des Darmtraktus, mit dem sie durch gemeinsame Tracheenstämme locker verbunden sind.

Lagen sie in der Larve im 3.-5. Abdominalsegment, so müssen wir sie jetzt im Metathorax und 1. Abdominalsegment suchen, wo sie etwas nach der Ventralseite verschoben nunmehr ihren Platz einnehmen.

In der frisch geschlüpften Imago beider Geschlechter ist die Lage der Mycetome noch genau dieselbe wie in der Puppe und erst später werden beim ♀ die Mycetome durch die anschwellenden Ovariole nach der Ventralseite verschoben, wo wir sie dann oft unmittelbar unter der Hypodermis wiederfinden.

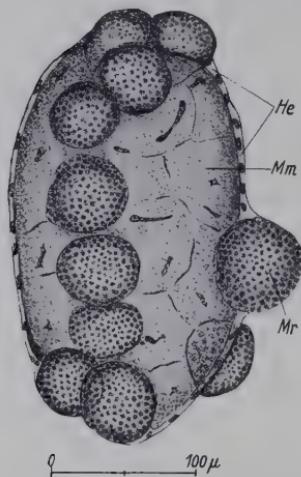


Abb. 1. Mycetom von *Lyctus linearis* (Puppe) nach einem Totalpräparat. *Mr.* = Mycetocyten der Rindenschicht; *Mm* = Mycetocyten der Markschicht; *He* = Hüllepithele.

schluß des Eiwachstums ist das Follikelepithel noch völlig geschlossen (Abb. 2a); dann aber weichen während der letzten Wachstumsphase die Follikelzellen auseinander und weite Lücken zwischen denselben bilden nun die Einfallspforten für die beiden Symbionten, die um diese Zeit aus den berstenden Mycetocyten auswandern, um unmittelbar in das Ei überzutreten (Abb. 2b). Nach vollzogener Ei-Infektion aber schließen sich die Tore wieder und das nun stark abgeplattete Follikelepithel beginnt in einer Sekretionsphase mit der Abscheidung des Chorion (Abb. 2c).

Zu Beginn der Furchung nehmen die Symbionten noch die gleiche Lage ein, wie nach Abschluß der Ei-Infektion (Abb. 2d). In kleineren Gruppen liegen sie z. T. in den oberflächlichen Schichten des Keimhautblastems, teils zwischen Chorion und Eioberfläche. Nur der vordere Eipol, der beim Infektionsvorgang in gleicher Weise wie die übrigen Eipartien mit Symbiontenmaterial

Diese überaus innigen Lagebeziehungen der Mycetome zu den Ei-röhren bringt es mit sich, daß die erbliche Übertragung der pflanzlichen Insassen der Mycetome auf die Nachkommen in diesem Falle ganz besonders erleichtert ist. Das Mycetom grenzt z. T. ja unmittelbar an den Eifollikel, so daß ein direkter Übertritt der Symbionten ins Ei möglich ist (Abb. 5a).

Aber durch eine Art Sicherungseinrichtung ist dafür gesorgt, daß diese Symbionteninvasion des Eies nicht zu einem ganz beliebigen Zeitpunkt erfolgt. Unmittelbar vor Ab-



Abb. 2. Verhalten der Symbionten während der Ei-Infektion und Blastodermbildung.
(Erkl. im Text.)

beschickt wurde, ist nun völlig frei von Symbionten, so daß man ein Abwandern derselben vom oberen Eipol annehmen muß. Entsprechend der Lage des Eikernes im hinteren Eidrittel verlaufen auch die ersten Furchungsteilungen in den hinteren Eibezielen, die Blastodermbildung schreitet vom hinteren nach dem vorderen Eipol zu fort (Abb. 3a).

Die Symbionten verharren in ihrer ursprünglichen Lage bis jetzt und dringen erst nach Abschluß der Blastodermbildung in die peripheren Dotterbezirke vor, wo sie ihrer Kleinheit halber nur mehr sehr schwer zwischen den Dotterschollen aufzufinden sind (Abb. 2e). Dort verbleiben sie auch während der folgenden Etappen der Ontogenese und erst nach der Ausbildung des Keimstreifs —

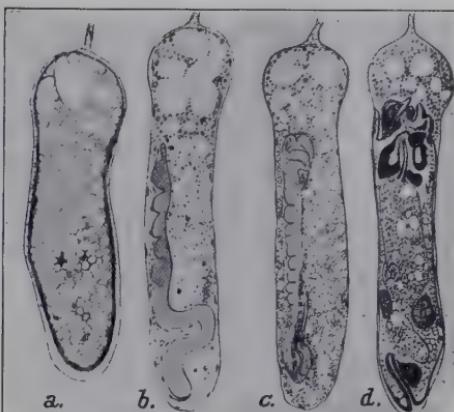


Abb. 3. Verhalten der Symbionten während der Embryonalentwicklung.

zur Zeit seiner maximalen Streckung — sammeln sie sich im hinteren Eidrittel, um in mehr oder minder geschlossenem Zuge nach dem Hinterende des Keimstreifes zu wandern (Abb. 3b). In der folgenden Verkürzungsperiode streckt sich der Keimstreif wieder, die Anlagen des Stomodaeum und Proctodaeum sind wohl erkennbar, die segmentale Gliederung schon in den wesentlichsten Zügen durchgeführt (Abb. 3c). Die Symbionten haben nun die

Dorsalregion erreicht und dringen unmittelbar vor der Enddarmlage in den Embryo ein.

Die Vasa Malpighi und der Fettkörper sind schon angelegt und zwischen den embryonalen Fettzellen erkennt man da und dort Wanderzellen, deren Plasma mit Symbionten beladen ist, neben frei in der Leibeshöhle flottierenden Symbionten.

Bald darauf sammeln sich die Symbionten an einer

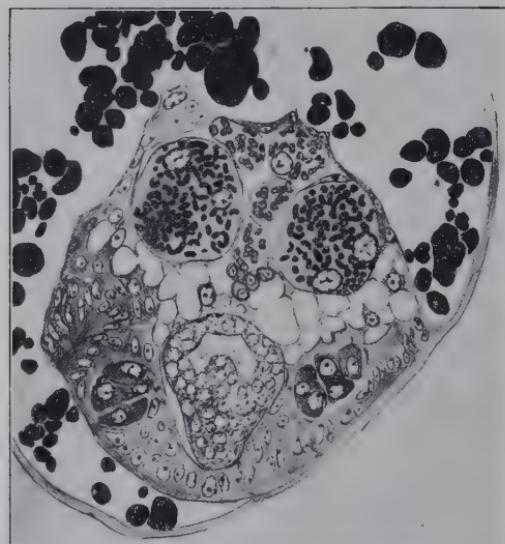


Abb. 4. Querschnitt durch einen Keimstreif. Paarige Anlage der Syncyten der Markzone; dazwischen die Mycetocyten der Rindenschicht.

ganz bestimmten Stelle und zugleich setzt auch eine scharfe Sonderung der bis dahin regellos verstreuten Symbionten ein. Der eine stärker färbbare Mikroorganismus verteilt sich auf 2 Gruppen, welche unmittelbar nebeneinander liegen, der andere schwach färbbare Symbiont liegt unmittelbar davor in einer unpaaren Ansammlung. Betrachten wir aber diese Symbiontenansammlung genauer, so erkennen wir zwischen den Mikroorganismen auffallend große Kerne, um welche sich die Symbionten zu gruppieren beginnen. Annähernd ein Dutzend solcher Bakterienhäufchen können wir um diese Zeit zählen; die ersten Mycetocyten sind gebildet. Bei dem ersten Symbionten allerdings ist um diese Zeit noch keinerlei Aufteilung in scharf umschriebene Mycetocyten zu erkennen, wie das auf unserem Querschnittsbild deutlich zum Ausdruck kommt (Abb. 4).

Erst in der nächsten Entwicklungsphase treten in diesen Syncytien, welche die Anlage der Markschicht darstellen, deutliche Zellgrenzen auf (Abb. 5b). Zu beachten ist, daß die Mycetocyten,

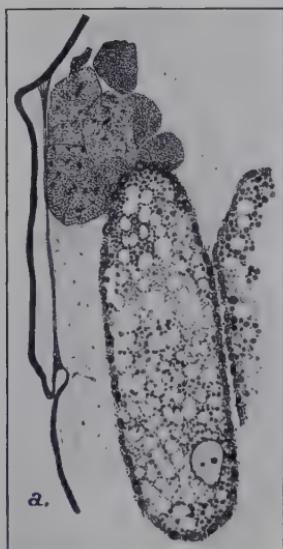


Abb. 5a. Sagittalschnitt durch Mycetom und Eier zur Zeit der Ei-Infektion. Direkter Übertritt der Symbionten in das Ei.

Abb. 5b. Frontalabschnitt durch einen älteren Embryo mit paariger Mycetomanlage und noch unpaarer Ansammlung der Mycetocyten der späteren Rindenschicht.

welche den zweiten Symbionten bergen, immer noch eine unpaare Ansammlung bilden. Erst zur Zeit der Mitteldarmbildung erfolgt mit dem einsetzenden Rückenschluß eine Aufteilung dieses Mycetocytenhaufens in zwei getrennte Gruppen, die nun gemeinsam mit den MarksSyncytien nach den Seiten emporgeschnoben werden (Abb. 6).

In der schlüpfreien Larve (Abb. 3d) liegen die Mycetome dann unmittelbar vor der Enddarm anlage zwischen Mitteldarm und Hautmuskelschlauch; ihr definierter Bau ist bereits in allen Einzelheiten skizziert, nur sind die Mycetocyten von Rinden-

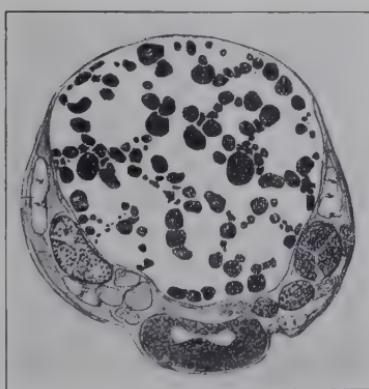
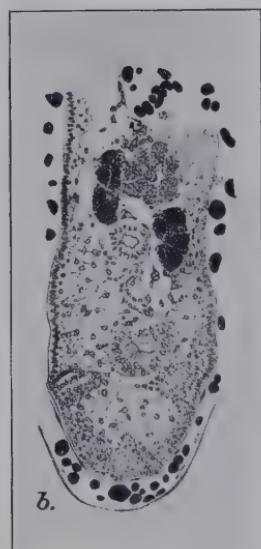


Abb. 6. Querschnitt durch einen Embryo zur Zeit des Rückenschlusses. Verlagerung der Mycetome und Aufteilung der Mycetocyten der Rindenschicht.

und Markschicht noch einkernig und besitzen durchweg noch runde Kerne, die noch viel Ähnlichkeit mit den Kernen des Fettgewebes zeigen.

Die weitere Entwicklung der Mycetome während der postembryonalen Entwicklung besteht in der Hauptsache in einer gewaltigen Volumenzunahme der symbiontenführenden Zellen und Hand in Hand damit geht eine gewaltige Vermehrung der symbiotischen Insassen und eine Erhöhung der Kernzahl vor sich.

Mit Absicht habe ich bisher den komplizierten Formwechsel der Symbionten unberücksichtigt gelassen, auf den ich mit einigen Worten nun in Zusammenhang noch zu sprechen kommen möchte. Ich erwähnte einleitend schon, daß die Bewohner der Rindschicht des Mycetoms rosettenförmige Organismen sind. Die wahre Gestalt dieser Symbionten ist auf Schnitten oder Totalpräparaten nur in den seltensten Fällen zu erkennen infolge der außerordentlich dichten Anordnung derselben innerhalb der Wirtszellen. Aber auf Ausstrichen erkennt man, daß jede Rosette aus ca. 12–15 Körnchen besteht, die durch feine Plasmastränge miteinander in Verbindung stehen. Sie fließen im Ausstrich nur etwas auseinander und nehmen so lappige Gestalt an. Solche Rosettenzustände der Symbionten hat BUCHNER bei den Centrotinen unter den Cicaden erstmalig beschrieben und sie durch einen gehäuften Gabelungsprozeß der ursprünglich ovalen Gebilde entstanden gedacht. Noch mehr Ähnlichkeit mit den Lyctidensymbionten aber besitzen die Rosetten von *Bromius obscurus* L., die STAMMER beschrieb, nur sind die Symbionten dieses Käfers wesentlich voluminöser.

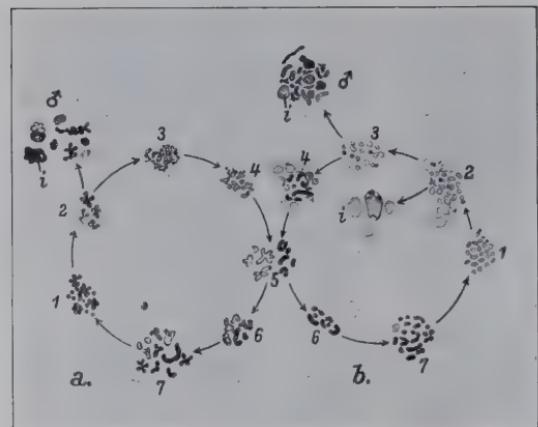


Abb. 7. Entwicklungscyklen der Symbionten der Rindschicht (a) und der Markschicht (b). 1 Larve; 2 Puppe; 3 junge Imagines; 4 geschlechtreife Imagines; 5 Symbionten aus der Infektionsmasse des Eies; 6 Keimstreif; 7 schlüpfender Embryo; i Involutionssformen.

schicht des Mycetoms rosettenförmige Organismen sind. Die wahre Gestalt dieser Symbionten ist auf Schnitten oder Totalpräparaten nur in den seltensten Fällen zu erkennen infolge der außerordentlich dichten Anordnung derselben innerhalb der Wirtszellen. Aber auf Ausstrichen erkennt man, daß jede Rosette aus ca. 12–15 Körnchen besteht, die durch feine Plasmastränge miteinander in Verbindung stehen. Sie fließen im Ausstrich nur etwas auseinander und nehmen so lappige Gestalt an. Solche Rosettenzustände der Symbionten hat BUCHNER bei den Centrotinen unter den Cicaden erstmalig beschrieben und sie durch einen gehäuften Gabelungsprozeß der ursprünglich ovalen Gebilde entstanden gedacht. Noch mehr Ähnlichkeit mit den Lyctidensymbionten aber besitzen die Rosetten von *Bromius obscurus* L., die STAMMER beschrieb, nur sind die Symbionten dieses Käfers wesentlich voluminöser.

Ein halbschematischer Cyklus möge den Formwandel dieses Symbionten illustrieren (Abb. 7a). Während des Larvenlebens

und der Puppenruhe haben die Symbionten der Rindenschicht die typische Rosettengestalt. Aber bald nach Abschluß der Metamorphose des Käfers tritt eine außerordentlich starke Vermehrung der Symbionten ein durch spontanen Zerfall der Rosetten in ihre einzelnen Komponenten. An besonders günstigen Stellen des Präparates kann man erkennen, daß die cocceenförmigen ca. $1/2\ \mu$ großen Symbionten zu gabelig verzweigten Gebilden ausgekeimt sind, welche stark an Tinctionsvermögen eingebüßt haben. Diese schwach färbaren Symbiontenzustände, die nur terminal eine chromatische Kappe besitzen, sind nichts anderes als die Infektionsformen, die wir während ihres Übertritts ins Ei beobachten und dann weiter verfolgen können bis gegen das Ende der Embryonalentwicklung, wo sie kurz vor dem Schlüpfen der Larve mit einem Male das entgegengesetzte färberische Verhalten zeigen und gleichzeitig zu den Rosetten auswachsen.

Etwas einfacher ist der Cyklus des zweiten Symbionten, der die zentralen Partien des Mycetom besiedelt (Abb. 7b). Im Laufe der Larvalentwicklung erfolgt eine starke Vermehrung des schwach färbaren Symbionten, der in der Puppe z. T. zu fladenförmigen Degenerationsformen auswächst. Daneben aber treten in der Puppe auch schon intensiv färbbare, aber klein bleibende Symbionten auf, die sich in der jungen weiblichen Imago mehren und hier z. T. zu Schläuchen auswachsen, um dann später als Infektionsformen in das Ei überzutreten. Und genau so wie beim ersten Symbionten erfolgt die Rückverwandlung in die Ausgangsform erst unmittelbar vor dem Schlüpfakt der jungen Larve. Die Infektionsformen beider Symbionten besitzen also genau das entgegengesetzte Tinctionsvermögen wie die vegetativen Symbiontenzustände. Nicht zu vergessen ist schließlich, daß im männlichen Geschlecht die Ausbildung von Infektionsformen unterbleibt, und daß in den Mycetomen alter ♂ ein weitgehender Degenerationsprozeß der beiden Symbionten zu beobachten ist.

Fragen wir uns zum Schluß noch nach der physiologischen Bedeutung der Symbionten, so müssen wir uns bei unserm Objekt vorerst nur auf Vermutungen beschränken. Gerade bei einem dysymbiotischen Organismus wäre natürlich eine genauere physiologische Analyse des Aufgabenbereiches der einzelnen Symbiontentypen recht interessant. Durch Ausschaltung des einen oder andern oder beider Symbionten wäre eine Antwort auf die gestellten Fragen zu erhoffen. Aber sowohl die Zuchtmethode als

auch die lange Entwicklungsdauer unseres Käfers stellen derartigen Experimenten noch große Schwierigkeiten entgegen.

Doch ich glaube trotzdem nicht fehl zu gehen, wenn ich den Sinn der symbiotischen Einrichtungen von *Lyctus* auf ernährungsphysiologischem Gebiet suche. Wissen wir doch, daß auch viele andere Insekten gleicher Ernährungsweise ähnliche symbiotische Bündnisse eingegangen sind. Sehen wir uns etwas genauer nach der Lebensweise der Lyctidenlarven um, so fällt uns zunächst auf, daß die Bohrgänge der Larven ausschließlich im Splintteil des Holzes sind, der mitunter fast restlos bis auf die äußerste papierdünne Oberflächenzone zu lockerem Holzmehl zerstört ist, während das Kernholz völlig vom Zerstörungswerk des Splintkäfers verschont bleibt. Dieses Verhalten der Lyctidenlarven muß irgendwie in der verschiedenen Beschaffenheit von Splint- und Kernholz begründet sein.

Man könnte daran denken, daß der Kern reicher an bitteren Gerbstoffen ist als der Splint und das trifft auch tatsächlich zu: Eichensplint enthält z. B. 1–2 % Gerbstoffe, das Kernholz dagegen 5–12 %. Aber das Ausschlaggebende ist der große Stärkereichtum des Splintes, wie ein Versuch WILSONS zeigte, der für die Praxis der Splintkäferbekämpfung von erheblicher Wichtigkeit ist. WILSON konnte nämlich nachweisen, daß Eichenholz, welches nach dem Fällen durch eine Schnellmethode getrocknet wurde, besonders anfällig gegen *Lyctus*-Befall ist, während Holz, das mehrere Monate im Wasser lag oder feucht gelagert wurde, völlig von *Lyctus*-Fraß verschont blieb. Im ersten Fall ist der Splint reich an Reservestärke, im letzteren Fall aber wurde bei dem hier ganz langsam erfolgenden Absterben des Holzkörpers die Stärke völlig aufgebraucht.

Mikroanalysen bestätigten denn auch die Vermutung WILSONS und CAMPBELLS, daß die eigentliche Nahrung der *Lyctus*-Larven nicht die Holzsubstanz selbst ist, sondern nur die im Splint deponierte Stärke. Die Jodprobe ergibt nämlich, daß das Fraßmehl fast völlig frei von Stärkekörnchen ist, während im Anfangsdarm der Larve noch große Mengen von Stärkekörnern in den Holzpartikeln anzutreffen sind.

Wir müssen also *Lyctus* trotz seiner Lebensweise in Holz aus der Liste der Holzfresser — im physiologischen Sinne wenigstens — streichen und in die Reihe der Stärkefresser eingliedern, wohin auch *Oryzaephilus* und *Sitodrepa* gehören. Die Holzsubstanz selbst wird von *Lyctus* nicht verdaut und wir bezeichnen ihn daher wohl richtiger als Holzzerstörer.

Vielleicht spielen die Symbionten hier dieselbe Rolle wie bei *Sitodrepa*, indem sie Ergänzungsstoffe zu der hier sehr einseitigen Nahrung liefern. Letzte Erkenntnisse muß und kann hier nur das Experiment bringen.

Literatur:

ALSTON, A. M., On the young Larvae of *Lyctus brunneus* Steph. Ann. Appl. Biol. **9** (1922) 187-196. — Ders., On the Method of Oviposition an the Egg of *Lyctus brunneus*. J. Linn. Soc. Zool. **35** (1923) 581-598. — BUCHNER, PAUL, Tier und Pflanze in Symbiose. 2. Aufl. Berlin 1930. (Die dort zit. Arbeiten sind hier nicht mehr eigens aufgeführt.) — Ders., Der gegenwärtige Stand der neuen Symbioseforschung. Der Biologe **2** (1933) 1-7 (neueste Literatur). — CAMPBELL, W., The chemical aspect of the destruction of Oakwood by powder-post and death-watch Beetles: *Lyctus spec.* and *Xestobium spec.* Biochem. J. **23** (1929) 1290-93. — FISHER, RONALD C., Some aspects of the »*Lyctus*« Powder-post Beetle problem in Great Britain. Trav. V. Congr. intern. Ent. Paris 1933. S. 757-771. — GAM-BETTA, LAURA, Richerche sulla simbiosi ereditaria di alcuni Coleotteri silofagi. Ricerche Morfol. e Biol. animale **1** (1927). — KOCH, ANTON, Über künstlich symbiontenfrei gemachte Insekten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. **35** (1933) 143-150. — KOJIMA, T., Beiträge zur Kenntnis von *Lyctus linearis* Goeze. Z. angew. Ent. **19** (1932) 325-356. — MANSOUR, K. and MANOUR-BEK, J. J., On the Digestion of wood by Insect and the supposed role of micro-organisms. Biol. Rev. **9** (1934) 363-382. — RIES, ERICH, Über den Sinn der erblichen Insekten-symbiose. Naturwiss. **23** (1935) 744-749. — STAMMER, H. J., Neue Symbiosen bei Coleopteren. Verh. Deutsch. Zool. Ges. **35** (1933) 150-155. — WILSON, S. E., Changes in the cell contents of wood (Xylem parenchyma) and their relationship etc. Ann. Appl. Biol. **20** (1933) 661-690.

32. Herr Dr. WERNER FISCHEL (Münster i. Westf.):

Neue Versuche zur Feststellung des Anwendens erlernter Verhaltensformen bei Affen.

(Mit 4 Abbildungen.)

I.

Das Ziel, das ein Tier unter schwierigen Umständen zu erreichen bestrebt ist, bildet zusammen mit dem Trieb die eigentliche Ursache seiner Tätigkeit. Vor Hindernissen ist damit das Verhalten aber noch nicht erklärt. Denn dort besteht ein Zwang zu einer Entscheidung: soll ich einen Umweg machen, das Hindernis zerstören, ein Werkzeug gebrauchen oder etwas anderes tun? Es gilt nun, die Ursachen zu erschließen, die den Grund für eine bestimmte Entscheidung bedeuten.

Die Ursache kann in einer früher erlebten Beziehung zwischen einer im Gedächtnis erhaltenen Tätigkeitsform und der nach ihr erlebten Befriedigung beim Erreichen des Ziels bestehen; also in einer Beziehung zwischen Handlung und Affekt.

Es kommt vor, daß die Festigkeit dieser Beziehung bei veränderten Umständen das Tier eine nun vergeblich gewordene Handlung wiederholen läßt. Denn das, was Erfolg gebracht hat, war für die Entscheidung bestimmt. Was ihn bringen wird, spielt in diesen Fällen keine Rolle. So zu verstehendes Verhalten habe ich früher »rückbedingt« genannt¹. Es gilt nur dann, wenn die Lage des Ziels keine Entscheidung zugunsten der einen oder der anderen Tätigkeitsform bedingt. Diese darf nur in der Erinnerung des Tieres gegeben sein und nicht durch anlockende oder abstoßende Merkmale einer Situation geradezu provoziert sein.

Die bis jetzt vorliegenden Versuche mit Affen berechtigen zu der Vermutung, daß sie erlernte Tätigkeiten auch mit Rücksicht auf ein gegenüber der Vergangenheit verändertes Ergebnis anzuwenden verstehen. Nicht nur der frühere, sondern auch der zukünftige Erfolg bedingt ihre Entscheidung.

Zu einem Beweis kommt es darauf an, die lockende Wirkung eines Ziels von seinem Einfluß auf die Auswahl einer von mehreren in Betracht kommenden Verhaltensformen zu unterscheiden.

Das ist ohne weiteres möglich, wenn ein Versuchstier in einem Wahrnehmungskomplex mehrere (mindestens zwei) deutlich verschiedene Handlungen durchführen kann. Selbstverständlich darf nur eine den erstrebten Erfolg bringen; es ist aber wichtig zu beachten, daß beide in der Vergangenheit schon Erfolg gebracht haben. Denn unsere Handlungsmöglichkeiten müssen affektiv gleich sein. Häufige Änderung der Lage des Ziels zwingt das Tier nun zu Entscheidungen, die verraten, ob sie nur von der Vergangenheit oder außerdem noch von der Zukunft abhängen.

Das bevorstehende Erreichen des Ziels liefert den Impuls zu Tätigkeit schlechthin, der also »vorbedingt« ist. Damit hat man aber nicht klargestellt, daß die Entscheidung für eine bestimmte Tätigkeitsform ebenfalls zukunftsbedingt ist.

II.

Die eben umschriebenen Erfordernisse haben wir für Versuche mit Affen durch einen Hebel erfüllt, der sich entweder nur nach oben oder nur zur Seite klappen ließ.

Abb. 1 ist ein Schema der Anordnung mit dem Hebel, der eine besonders geformte Schaufel trägt. Außerhalb der Reich-

¹ Erg. Biol. 11 (1935).

weite des Affen im Käfig kann vor dem Gitter über der Schaufel Futter aufgehängt oder neben ihr hingelegt werden. Eine Führungsschiene gestattet nur nach oben oder zur Seite gerichtete Bewegungen mit dem Hebel. Je nach der Lage des Ziels muß sich das Tier also für die eine oder die andere der beiden Handlungsmöglichkeiten entscheiden und nach einmal getroffener Entscheidung kann die Bewegungsrichtung nicht mehr geändert werden.

Zu den Versuchen standen uns 3 Affen zur Verfügung (zwei *Cercopithecus sabaeus*-♂ und ein *Macacus rhesus*-♂). Wir prüften

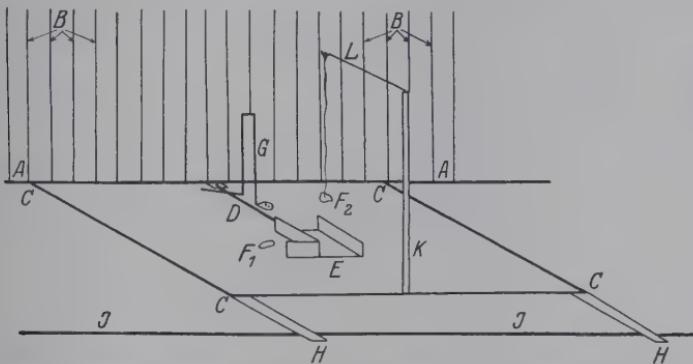


Abb. 1. Die Versuchseinrichtung mit dem auf doppelter Weise bewegbaren Hebel. AA = Käfig, BB = Gitterstäbe, C = Ecken des Brettes vor dem Käfig, D = Hebel, E = Schaufel am Hebel, F₁ und F₂ die beiden Lockmittel, G = Führungsschiene, die nur seitwärts oder nach oben gerichtete Bewegungen des Hebels zuläßt, HH = Latten zum Auflegen des Brettes, JJ = Geländer vor dem Käfig, K = senkrechte Latte; L = waagerechter Draht, an dem das eine Lockmittel (F₁) hängt.

sie in täglich 10 Versuchen, bei denen zunächst 2 gleiche Ziele geboten wurden: eine Erdnuß neben der Schaufel und eine über ihr hängend (Abb. 1).

Alle Affen griffen sofort zum Hebel und entdeckten zufällig eine der beiden Handlungsmöglichkeiten, durch die sie das Lockmittel in Reichweite bringen konnten. Bald darauf entdeckten sie auch die andere. Beide wurden aber nur zufallsgemäß angewandt. Nach und nach entstand indessen eine Gewohnheit, zunächst den Hebel hochzuklappen und ihn dann zur Seite zu schieben (oder umgekehrt), was den Eindruck einer als Ganzheit erfaßten Handlungsfolge machte, durch die beide Lockmittel herangeholt wurden. Diese vollkommenen Leistungen wurden zahlreicher und ergaben graphisch dargestellt Lernkurven (Abb. 2 bis 4).

Bei 2 Affen haben wir die Versuche in 3 Abschnitten durchgeführt, von denen der erste eben geschildert wurde. Im 2. Ver-

suchsabschnitt lag nur ein Ziel vor, das abwechselnd auf die eine oder die andere Weise erreicht werden konnte. Die Affen mußten sich also für die bei der jeweiligen Lage des Ziels erfolgbringende Handlung entscheiden, was bei 20 Versuchen achtzehnmal geschah (Abb. 2 und 3). Mit einem Affen, der die Klappbewegung langsamer als die anderen lernte, wurde dieser Versuchsabschnitt zur Zeitersparnis überschlagen.

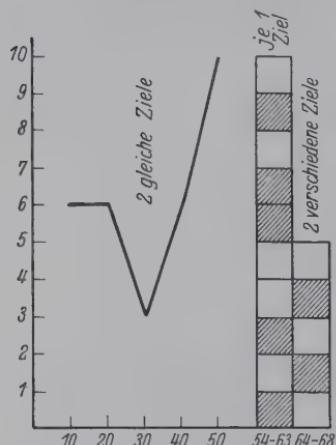


Abb. 2. Die Leistungen des *Rhesus*-Affen. Ordinaten der Kurve: Anzahl der vollständig zielgemäßen Entscheidungen des Affen. Abszissen der Kurve: Gruppen von je 10 Versuchen. Gestrichelte Quadrate: das Ziel ist durch Klappen richtig erreicht worden. Weiße Quadrate: das Ziel ist durch Schieben richtig erreicht worden.

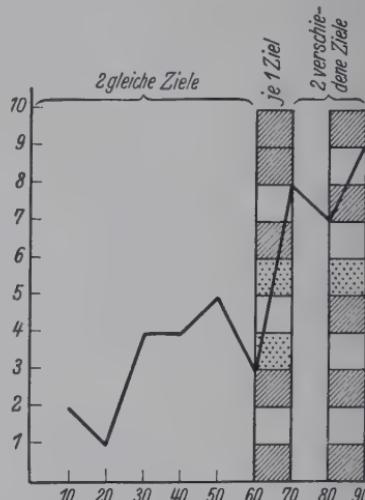


Abb. 3. Die Leistungen des *Cercopithecus l.* I. Koordinaten der Kurve und Quadrate wie in Abb. 2. Außerdem punktierte Felder: falsche Entscheidungen. In der 1. Zehnergruppe der Versuche mit 2 verschiedenen Zielen kamen 3 Fehler vor. Sie wurde wiederholt. Nur das Ergebnis dieser Wiederholung (Versuche 80-90) ist durch Quadrat angegeben. Die Kurve zeigt die Gesamtzahl der erfolgsgemäßen Entscheidungen an.

Aus dem Verhalten der Affen folgt, daß im 1. Versuchsabschnitt zweierlei erfaßt wurde; die Form der beiden Handlungsmöglichkeiten und ihr erfolgsgemäßes Anwenden auch nach veränderter Zielstellung.

Das steht in klarem Gegensatz zu Ergebnissen von meinen Versuchen mit Hunden². Als sie in gut überschbarer Versuchsanordnung die Wahl zwischen zwei bekannten Handlungsmöglichkeiten (Fadenziehen und Umwegnehmen) hatten, mußten sie das erfolgsgemäße Einsetzen ihres Könnens noch besonders lernen, wenn die Zusammengehörigkeit von Ziel und Handlung ständig gewechselt wurde.

² Z. vergl. Physiol. 19 (1933) 174.

In einem weiteren mit allen Affen durchgeföhrten Versuchsabschnitt wurden wieder zwei, jetzt aber verschieden beliebte Ziele geboten, eine Erdnuß und eine Kirsche. Bei 35 Versuchen haben die Affen 31 mal das getan, was ihnen jeweils die Kirsche, also das beliebtere Objekt, einbrachte (Abb. 2-4). Alle 4 Fehler hat eine der beiden Meerkatzen gemacht (Abb. 3).

Wir kommen zu dem Ergebnis, daß die eigentliche Überlegenheit der Affen gegenüber den übrigen Säugetieren im primär erfolgbringenden Anwenden erlernten Verhaltens besteht.

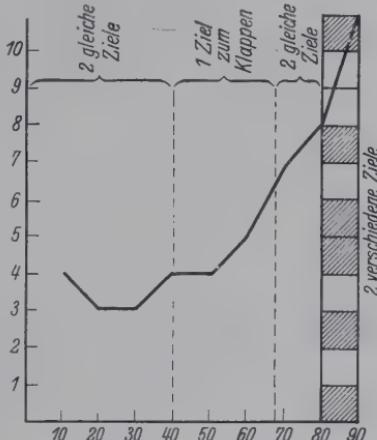


Abb. 4. Die Leistungen des *Cercopithecus II*. Koordinaten und Quadrate wie in Abb. 2 und 3. Da das Erlernen der Klappbewegung diesem Affen Schwierigkeiten machte, ist es durch Versuche (Nr. 40-67) mit nur einem (hängenden) Ziel besonders geübt. Der 2. Versuchabschnitt mit nur einem Ziel in wechselnder Stellung ist zur Zeiterparnis überschlagen.

33. Dr. FREIHERR E. VON SAALFELD (Zoologisches Institut München):

Untersuchungen über das Hacheln bei Tauben.

(Mit 1 Abbildung.)

Bei verschiedenen Klassen der luftatmenden Wirbeltiere ist bisher bekannt, daß durch Veränderungen der Atmung die Körpertemperatur beeinflußt werden kann. Eine besondere Aufgabe hat die Atmung bzw. Ventilation der Lungen dort zu erfüllen, wo sie an Stelle der Schweißsekretion die Abkühlung des Tieres bei gefährlicher Übererwärmung zu besorgen hat. Am bekanntesten und zugleich alleinig bisher untersucht ist dies bei einigen Säugern, welche bei Erwärmung nicht schwitzen, sondern zu hacheln beginnen. Als Hacheln bezeichnet man somit eine deutlich über das normale gesteigerte Atmung zum Zweck der Temperaturherabsetzung.

Ob bei Poikilothermen ein wirkliches Hacheln vorkommt, ist noch fraglich. Gründliche Untersuchungen existieren bisher in dieser Hinsicht nur über Säugetiere. Über das Hacheln bei

Vögeln finden sich meines Wissens keinerlei Hinweise in der Literatur. Daher wurden die vorliegenden Untersuchungen zur Klärung dieser Fragen vorgenommen.

Methodik. Die Versuche wurden an ausgewachsenen Tauben in Urethan/Äther-Narkose vorgenommen. Von einer 25 proz. erwärmten Urethanlösung wurden durchschnittlich $1,5 \text{ cm}^3$ intraperitoneal injiziert. Die Erwärmung der Tiere erfolgte in einem Wärmekasten oder auf einem heizbaren Operationstisch. Fortlaufend gemessen und registriert wurden die Temperatur (in der Kloake), Atemfrequenz, Atemtiefe, Minutenvolumen und Blutzuckerspiegel.

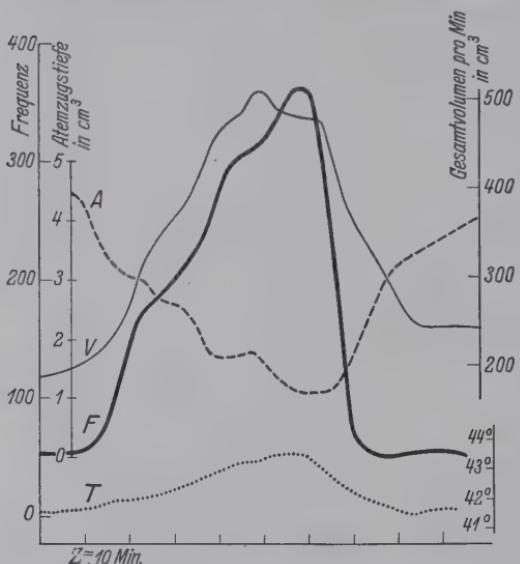


Abb. 1. A = Atemzugstiefe, V = Minutenatmenvolumen, F = Atemfrequenz, T = Temperatur.

Ergebnisse. Bei zunehmender Erwärmung der Tauben setzt das Hacheln mit einem charakteristischen Hochschnellen der Atemfrequenz ein. Individuell verschieden, liegt dieser »Hachelpunkt« meist zwischen 42,0° bis 42,6°. Das Minutenvolumen steigt

ebenfalls an, jedoch nicht so steil, da bei zunehmender Frequenz die Atemzugstiefe immer kleiner wird. Abb. 1 zeigt ein hierfür typisches Experiment. Obgleich die Atemfrequenzmaximal etwa 360 pro Min. beträgt, nimmt das Minutenluftvolumen am Höhepunkt des Hachelns sogar etwas ab, da die Atemzugstiefe von anfänglich etwa $4,5 \text{ cm}^3$ zeitweilig auf weniger als 1 cm^3 herabsinkt.

Der ganze Verlauf und das Bild des Hachelns wird stark von der Narkosetiefe beeinflußt. Bei einer größeren Dosis Urethan oder Äther wird der Beginn des Hachelns hinausgeschoben und dann die Atemfrequenz und das Minutenvolumen stark herabgedrückt.

Untersuchungen des Blutzuckerspiegels während des Hachelns zeigen, daß der Blutzucker ansteigt, jedoch nur in Beziehung zu

den Veränderungen der Körpertemperatur steht und nicht durch die Hacheltätigkeit beeinflußt zu werden scheint.

Durchschneidung beider Halsvagi bei normaler Atmung führt zu der bekannten charakteristischen Verlangsamung und Vertiefung der Lungenventilation. Bei zunehmender Erwärmung tritt das Hacheln am selben Temperaturpunkt ein, wie vor der Durchschneidung. Ebenfalls hat Vagusdurchschneidung während des Hachelns keinerlei Einfluß.

Mit Durchschneidungsversuchen am Gehirn wurde festgestellt, daß gesondert vom Atemzentrum in der Medulla oblongata, ein Hachelzentrum in den dorsalen Regionen des Mittelhirns liegt. Die Frage nach der Erregbarkeit des Hachelzentrums ist noch nicht ausreichend geklärt. Jedenfalls aber spielt die Temperatur des dorthin gelangenden Blutes eine große Rolle. Durch direkte Kühlung des Zentrums kann man entweder (bei gleichzeitig hoher Körpertemperatur) das Hacheln fast ganz unterdrücken oder bei niedriger Körpertemperatur durch Erwärmung des Zentrums das Hacheln auslösen. CO_2 -Zuleitung zur Atemluft bewirkt bei geringen (1-2 %) sowie stärkeren Dosen (2-10 %) stets eine Vergrößerung des Minutenvolumen durch vertiefte Atemzüge. Bei starkem Hacheln wird dabei gleichzeitig die Frequenz herabgesetzt.

Fast das gleiche Bild der Kurven erhält man mit intravenösen Injektionen von geringeren oder stärkeren Dosen von Lobelin.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der Hachelmechanismus der Tauben eine Mittelstellung zwischen dem bisher bekannten bei Säugetieren und Reptilien einnimmt. Obgleich das äußere Bild stark dem Hacheln der Säuger gleicht, ist das Ergebnis ein grundsätzlich anderes. Beim Säugetier findet tatsächlich eine enorm gesteigerte Ventilierung der Lungen statt (das Minutenvolumen kann bis auf das 25fache des Ausgangswertes steigen). Dies ist bei den Vögeln nicht der Fall, eine gewisse Luftmenge stagniert, denn trotz der hohen Atemfrequenz (bis zu 630 pro Min.!) erhöht sich die Ventilation nur um das Zwei- bis Dreifache. Wie sich unter diesen Verhältnissen die Blutgasse während des Hachelns verhalten, ist z. Zt. Gegenstand weiterer Untersuchungen.

Eine ausführliche Veröffentlichung der vorliegenden Untersuchungen erfolgt in der »Zeitschrift für vergleichende Physiologie«.

34. Herr Prof. W. J. SCHMIDT (Gießen):

**Doppelbrechung von Chromosomen und Kernspindel
in der lebenden sich teilenden Zelle.**

Der Vortragende weist Lichtbilder der ersten Furchungsstadien der Eier von *Psammechinus miliaris* (Müll.) vor, die zwischen gekreuzten Nikols aufgenommen wurden: man sieht die Doppelbrechung der Kerne (Chromosomen) während der Metaphase und Anaphase und die der Kernspindel und Polstrahlungen. Weiter gibt er Erläuterungen über die Form- und Eigendoppelbrechung des Chromatins und die Schlüsse, die sich daraus auf den Feinbau der Chromosomen ergeben. Entsprechende Ausführungen macht er hinsichtlich der Kernspindel. Eine nähere Wiedergabe des Vortrags, begleitet von Abbildungen, wird an anderer Stelle erfolgen.

35. Herr Dr. MANFRED GERSCH (Leipzig):

**Untersuchungen über vitale Kern-
und Plasmafärbungen bei *Paramaecium*¹.**

Wir wissen, daß die lebende Zelle sich ganz verschieden gegenüber basischen und sauren Farbstoffen verhält: basische, lipoidlösliche und ungiftige Farbstoffe werden von allen Zellen aufgenommen, zumeist in Granula, bei erhöhtem Angebot vielfach auch im Plasma gespeichert, während saure Farbstoffe gewöhnlich nur von ganz besonders spezialisierten Zellen, z. B. exkretorisch tätigen angereichert werden. Mit den guten »Vitalfärbern«, wie z. B. Neutralrot, Methylenblau, Toluidinblau u. a., erhält man bei *Paramaecium* 4 verschiedenenartige heterogene Phänomene: Anfärbung der Nahrungsvakuolen, Granulafärbung, Plasmadiffusfärbung und vitale Kernfärbung.

Diese verschiedenen Anfärbungsergebnisse beherrschen wir experimentell vollständig: durch Veränderung der Farbstoffkonzentration und der Außenbedingungen können wir die eine oder die andere Erscheinungsform der Vitalfärbung hervorrufen, und wir können daher versuchen, auf diesem Wege nicht nur dem Wesen der Anfärbungsscheinungen näher zu kommen, sondern auch die vitale Färbung als Mittel zur Analyse physiologischer Prozesse in der Zelle heranzuziehen.

¹ Der angekündigte Vortrag konnte nicht gehalten werden. Der Herausgeber.

Die Erscheinungen der Nahrungsvakuolen-, Granula- und Plasmadiffusfärbung sind in erster Linie von der Konzentration des Farbstoffs abhängig: bei der Grenzkonzentration der Vitalfärbung (mit Neutralrot etwa 1 : 400 000) färben sich nur die Nahrungsvakuolen in ihrer sauren Phase, in etwas stärkerer Lösung setzt außerdem zunehmende Granulafärbung ein und bei noch stärkerer Konzentration vermag das Plasma allem Anschein nach den Farbstoff nicht mehr vollständig oder genügend schnell zu binden, und so erfolgt ebenso wie in den ersten Stadien vor Beginn der Granulafärbung stärkere Plasmadiffusfärbung. Es ist dabei festzustellen, daß die vitalfärbenden Grenzkonzentrationen durch Ansäuerung des Mediums (z. B. durch Essigsäurezusatz 1 : 8000) heraufgesetzt, bei Alkalisierung herabgesetzt werden. Es besteht also eine Abhängigkeit der Vitalfärbung von der Reaktion der Umweltfaktoren. Weiterhin färben sich die Nahrungsvakuolen nur während der sauren Phase, und wir wissen aus zahlreichen Modellversuchen, daß die Ausschüttelbarkeit und Absorption basischer Farbstoffe wohl ganz allgemein weitgehend von dem Säuregrad der betr. Phasen abhängt. So können wir also schließen, daß die drei verschiedenen Vitalfärbungserscheinungen der Nahrungsvakuolen-, Granula- und Plasmadiffusfärbung irgendwie zu der Reaktion dieser Strukturen in Beziehung stehen.

Um also diese Erscheinungen verstehen zu können, erscheint es wesentlich, ihre Reaktion kennen zu lernen. Dazu ist die Vitalfärbung mit Indikatoren der sicherste Weg. Aus den Untersuchungen von RIES und GERSCH wissen wir, daß mit dem Zelltode ganz andere Absorptionsbedingungen durch die nun färbbar gewordenen Zelleweiße, ebenso wie bekanntlich ganz andere Permeabilitätsverhältnisse auftreten, die jeden Rückschluß aus Anfärbungserscheinungen auf die Wasserstoffionenkonzentration des lebenden Systems völlig unmöglich machen. Die Methode von REISS und VLÈS, aus dem Farbton zerdrückter Zellen bei Färbung mit Indikatoren Rückschlüsse auf das p_{H} zu ziehen, erscheint mir deshalb nicht möglich, weil dann bereits das lebende System schwer geschädigt ist. Direkte Anfärbung mit geeigneten Vitalfarbstoffen (z. B. Neutralrot, Nilblauchlorhydrat) zur p_{H} -Bestimmung ist nach meinen Erfahrungen noch am besten. Demgegenüber versagen auch Einstechmethoden von Indikatoren in die Zelle, da die Auflösung der Indikatoren eine Veränderung des p_{H} im Lösungsmittel mit sich bringen kann und somit falsche Schlüsse auf das p_{H} des Plasma entstehen können. Trotzdem sind auch bei

der von mir angewandten Technik gewisse Fehlerquellen nicht auszuschalten, wie z. B. Salz- und Eiweißfehler, die aber nicht so große Verschiebungen bewirken können, daß damit die Resultate völlig unbrauchbar würden. Bei Anwendung verschiedenster Farbstoffe, die immer einen verschiedenen großen Salz- und Eiweißfehler mit sich bringen, erfolgt sowieso ein gewisser Ausgleich.

Außerdem versuchte ich auch eine Anfärbung mit den Indikatoren nach CLARK und LUBBS. Da diese aber sehr schwer in die lebende Zelle eindringen bzw. wenn überhaupt, dann meistens Schädigungen hervorrufen, ist auch hier äußerst kritische Auswertung der Anfärbungsergebnisse geboten. Von den 16 Indikatoren, mit denen hier gefärbt wurde, ergaben nur ortho-Kresolrot (Umschlagsbereich p_H 7,0–8,8), Bromkresolpurpur (p_H 5,2–6,8), Chlorphenolrot (p_H 4,8–6,4), Phenolrot (p_H 6,4–8,2) und Methylrot-Natrium (p_H 4,4–6,2) schwache Diffusfärbungen des Plasma, die zur Beurteilung des p_H aus dem Farbton heraus herangezogen werden konnten. Die Indikatoren Bromthymolblau, meta-Kresolrot, Bromkresolgrün, Nitrophenol-para, Nitrophenol-meta, Azolitmin, Bromphenolrot, Alizarin-Natrium, Thymolblau und Rosolsäure erwiesen sich als völlig ungeeignet, da sie nicht in die *Paramaecium*-Zelle einzudringen vermochten. Nach allen Versuchen ergibt sich für das Plasma ein p_H zwischen 6,7–6,9 unter aeroben Bedingungen.

Wenn man bei geeigneter Versuchsanordnung *Paramaecien* in verschiedener Umgebung färbt, d. h. einerseits unter aeroben Verhältnissen und andererseits in einem stark sauerstoffarmen Wasser, so erhält man ganz verschiedene Anfärbungsscheinungen: im ersten Falle stellt sich — z. B. mit Neutralrot — bei entsprechender Konzentration des Farbstoffs (1 : 50 000) Nahrungsvacuolenfärbung und eine dunkelrote Granulafärbung ein. Bei geringem Sauerstoffgehalt des Kulturwassers (0,1 cm³ O₂ pro Liter H₂O) unterbleibt die Granulafärbung; es tritt eine Plasmadiffusfärbung und eine vitale Kernfärbung auf.

Die Färbeversuche und p_H -Bestimmungen unter sauerstoffarmen Bedingungen mußten in luftdicht abgeschlossenen Kammern ausgeführt werden, die mit längere Zeit abgekochtem und mit Wasserstoff oder Stickstoff durchspültem Wasser und wiederum ohne Luftzutritt gefüllt worden waren. Die Füllung der Kammern geschah in den meisten Fällen durch eine besonders dafür konstruierte Apparatur mit Stickstoff- bzw. Wasserstoffdruck. Quantitative Sauerstoffbestimmungen wurden vor jedem Versuch ausgeführt. Es

zeigte sich dabei, daß sich das p_H in völliger Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt des Wassers nach der basischen Seite verschiebt. In mehreren Versuchen mit verschiedenen Farbstoffen stellte ich ein $p_H = 8$ bei dem sehr geringen Sauerstoffgehalt des Kulturwassers fest, bei dem auch die vitale Kernfärbung auftrat. p_H -Bestimmungen des lebenden Systems in völlig sauerstofffreiem Wasser sind jedenfalls für *Paramaecium* nicht möglich, da die Tiere unter diesen Bedingungen nicht mehr zu leben vermögen und bereits nach 5–10 Sekunden abgestorben sind.

Mit dem Umschlag in der Reaktion des Plasma bei allmählicher Verminderung des Sauerstoffgehaltes geht eine Veränderung des Oxydo-Reduktionsvermögens der Zelle parallel. Aus Untersuchungen von CLARK, NEEDHAM, RAPKINE und WURMSER u. a. ist bekannt, daß mit Hilfe bestimmter reduzierbarer Farbstoffe, die gleichzeitig für vitale Färbung geeignet sein müssen, das intrazelluläre Oxydations-Reduktionsvermögen (= Redoxpotential = r_H) erschlossen werden kann. Da viele zu Vitalfärbungen geeignete Farbstoffe ein verschiedenes in Millivolt bzw. nach Umrechnung in r_H -Werten auszudrückendes Redoxpotential besitzen, läßt sich mit einer Farbstoffreihe das r_H der Zelle ermitteln.

Von den am leichtesten reduzierbaren Farbstoffen m-Bromphenolindophenol, Phenolblauchlorid, Bindschedlersgrün Zinkchlorid mit den hohen r_H -Werten $r_H = 22,3$; $r_H = 21,6$ und $r_H = 21,5$ wird Bindschedlersgrün Zinkchlorid unter aeroben Verhältnissen z. T. noch in der Zelle reduziert.

Das r_H der *Paramaecium*-Zelle liegt bei normalen Außenbedingungen also um 21. Wird der Sauerstoffgehalt des Kulturwassers aber erniedrigt, so erniedrigt sich auch ganz kontinuierlich das r_H ; d. h. das Reduktionsvermögen der Zelle wird größer. Plasmastoffe und ebenso natürlich auch sekundär in die Zelle gebrachte Fremdstoffe, wie z. B. r_H -Indikatoren, die unter normalen Bedingungen unverändert vom Plasma aufgenommen werden, werden nun intrazellulär reduziert. Die Versuche mit einer Reihe von r_H -Indikatoren ergaben, daß sich das Redoxpotential von $r_H = 21$ bei aeroben Bedingungen bis zu $r_H = 6$ bei stark sauerstoffarmen Verhältnissen erniedrigt ($0,1 \text{ cm}^3 \text{ O}_2$ in 1 l Wasser), bei denen jedenfalls noch keine Schädigungen der *Paramaecium*-Zelle auftreten.

Die Reduktion verläuft aber dabei nicht gleichmäßig in allen Teilen der Zelle. Es besteht im Gegenteil eine deutlich ausgeprägte Polarität in Hinsicht auf das Oxydations-Reduktionsvermögen,

wie dies Versuche zur Ermittlung des Redoxpotentials und auch die Färbeversuche mit reduzierten Farbstoffen zeigen. Dies läßt sich z. B. bei der intrazellulären Reduktion von an der Grenze an der vitalen Reduktionsfähigkeit der Zelle stehenden Farbstoffen feststellen. Bei einer bestimmten O_2 -Grenzkonzentration des Kulturwassers ($0,1 \text{ cm}^3 O_2$ pro Liter H_2O) erfolgt mit Phenosafranin nur am vorderen Pol eine rote Diffusfärbung des Plasma. Der übrige Zellkörper bleibt ungefärbt, weil hier der Farbstoff bereits reduziert wurde. Ganz ähnliche Resultate lassen sich mit anderen r_H -Indikatoren erzielen, wenn durch entsprechenden Sauerstoffgehalt des Wassers das Redoxpotential der Zelle gerade dem Umschlagsbereich des betreffenden Farbstoffs entspricht. Die *Paramaecium*-Zelle besitzt demnach eine physiologische Polarität und ein Gefälle in bezug auf das Redoxpotential, das nicht aus den morphologischen Befunden abgeleitet werden kann: der vordere Pol wirkt vor allem oxydierend und am schwächsten reduzierend, während der hintere Pol das stärkste Reduktionsvermögen besitzt. Es erscheint mir nicht gänzlich ausgeschlossen, daß diese Polarität in bezug auf das Redoxpotential eng mit der reizphysiologischen Verschiedenheit isolierter Vorder- und Hinterenden (KÖHLER, ALVERDES) und vielleicht auch mit der Galvanotaxis zusammenhängt.

Es ist bekannt, daß enge Beziehungen zwischen der Wasserstoffionenkonzentration und dem Oxydo-Reduktionsvermögen bestehen. Dies wird nun für die lebende Zelle bestätigt: Zunehmendes Reduktionsvermögen und steigende Alkalität des Plasma sind parallel verlaufende Reaktionen, die durch Verminderung des Sauerstoffgehaltes des Kulturwassers ausgelöst wurden.

Dabei ist allerdings noch vollständig unerklärlich, wodurch die Erniedrigung des Redoxpotentials bei Erhöhung des p_H erfolgt. Einer Erklärung mit Hilfe der Fermenttheorie, die für die Oxydation bzw. Reduktion bestimmte Oxydo-Redukasen in der Zelle annimmt, erwachsen hier aber große Schwierigkeiten; denn das Wesentliche ist die kontinuierliche Abhängigkeit des Redoxpotentials von der Sauerstoffspannung bzw. von der Lebensweise, was durch die Annahme einer bestimmten, womöglich spezifisch wirkenden Oxydo-Redukase (HIRSCH und BUCHMANN, 1930) nicht erklärt werden kann.

Gleiches gilt für die Erklärung der Anfärbungerscheinungen mit reduzierten Farbstoffen, wobei der vorher im Reagensglas

reduzierte Farbstoff in der Zelle oxydiert wird. So bietet sich gleichzeitig eine Möglichkeit, über die Anfärbung mit r_H -Indikatoren zur Bestimmung des Oxydations-Reduktionsvermögens der Zelle Kontrollversuche mit reduzierten Farbstoffen auszuführen. Es zeigte sich, daß die Farbstoffe, die unter »anaeroben« Bedingungen von der Zelle reduziert worden waren, nun als farblose Leukobase unter aeroben Bedingungen von ihr oxydiert wurden, somit also eine Anfärbung in der Zelle auftrat.

Ein besonderes Färbungsbild erhielt ich mit der Leukobase des Thionins: Sofort nach Zugabe eines Tropfens der mit Rongalit reduzierten Thioninlösung zu einem Tropfen Wasser mit Paramaecien erfolgte am vorderen Pol der Tiere eine violette, diffuse Plasmafärbung. Auch hier zeigt sich also wieder infolge der bereits an anderen Versuchen festgestellten physiologischen Polarität eine ungleichmäßige Oxydation des Farbstoffes. Sie beginnt am vorderen Pol der Zelle. Noch ehe das gesamte Plasma in diesem Farbton gefärbt ist, beginnt der Makronucleus sich ganz zart blau herauszuheben. Schon nach 1–2 Minuten zeigt sich ein sehr farbenschönes Bild. In dem nun intensiv purpur gefärbten Plasma liegt der blaugefärbte Makronucleus. Die Tiere bewegen sich lebhaft, ohne zunächst irgendwelche Schädigungserscheinungen zu zeigen. Ganz ähnliche Resultate erhielt Roskin bei seiner Hyposulfitweißreaktion. Nach längerem Verweilen stellen sich allerdings Lähmungserscheinungen, schließlich der Tod ein. Die rot-violette Plasmafärbung verblaßt dabei und weicht einer blauen Tönung, in der der Kern als kompakter Körper hervortritt.

Bringt man aber selbst sehr intensiv gefärbte Tiere mit rot-violettem Plasma und tiefblauem Kern in normales Kultur- oder Leitungswasser zurück und befreit sie sorgfältig von den Spuren der giftig wirkenden Rongalitlösung, so leben sie weiter. Es handelt sich also um eine vitale Kernfärbung. Sie ist, wie die Versuche zeigen, reversibel.

Diese Anfärbungen von Kern und Plasma im metachromatischen Farbton des Thionins sind stets mit der reduzierten Lösung dieses Farbstoffs zu erzielen, so daß ich diese Methode wegen ihrer verhältnismäßig einfachen Ausführung zur Demonstration in Kursen empfehlen kann. Mit anderen reduzierten Farbstoffen waren bei diesem Objekt keine derartigen Färbungen zu bekommen.

Trotz der verhältnismäßig einfachen Ausführung dieser Färbung ist ihre Erklärung recht schwierig. Durch die Verwendung eines starken Reduktionsmittels, wie es Rongalit darstellt, muß

sich die im Kulturwasser vorhandene Sauerstoffspannung verändern, was sich durch die Reaktion der Paramaecien bei vitaler Färbung ergibt. Es dürfte sich demnach grundsätzlich wohl um die gleichen Vorgänge handeln wie bei den Färbeversuchen in luftdicht abgeschlossenen Kammern bei bestimmter Sauerstoffkonzentration des Wassers, bei denen ebenfalls eine Kernfärbung auftrat. In dieser Hinsicht stimmen die Ergebnisse auch mit den ausführlichen Untersuchungen NASSONOVS und ALLEXANDROVS überein. Um dem Problem der vitalen Kernfärbung näherzukommen, müssen sicherlich aber erst noch zahlreiche einzelne Beiträge geliefert werden.

Wesentlich war mir, hier zu zeigen, daß bei entsprechend angelegten Versuchen besondere Erkenntnisse hinsichtlich der Wasserstoffionenkonzentration des Plasma und ihrer Veränderung unter bestimmten Außenbedingungen, über das Oxydations-Reduktionsvermögen und seine Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt des Wassers, über die physiologische Polarität und die vitale Kernfärbung, über den Übergang zur Anoxybiose u. a. m. zu gewinnen sind. Trotzdem müssen noch zahlreiche Fragen ungeklärt bleiben, wie u. a. z. B. die Kernfrage der vitalen Färbung, das Problem der auswählenden Permeabilität der Zelle.

36. Herr Prof. CURT KOSSWIG und LEONORE KOSSWIG:

**Über Augenrück- und -Mißbildung
bei *Asellus aquaticus caverniculus*¹.**

(Aus dem Institut für Allgemeine Biologie der T. H. Braunschweig.)

(Mit 6 Abbildungen.)

Von *Asellus aquaticus* sind pigmentlose bzw. pigmentarme Formen aus verschiedenen istrianischen Höhlen bekannt. In den Jahren 1934 und 1935 wurde von C. Kosswig Material von drei Fundorten gesammelt. Zwei von ihnen liegen im Laufe der Piuca, die bei Postumia in den Karst eintritt, um ihn bei Planina wieder zu verlassen. Der 3. Fundort, der durch STAMMER bekannt wurde, liegt in einem anderen unterirdischen Flusssystem, dem Timavo, der durch die Lindner-Grotte bei Trebiciano, unweit Villa Opicina fließt. An allen drei Fundorten leben charakteristische *Asellus*-

¹ Wegen Erkrankung konnte der angekündigte Vortrag nicht gehalten werden. Der Herausgeber.

Populationen, die einige Besonderheiten aufweisen. Das Auftreten deutlicher Unterschiede zwischen diesen Populationen ist vor allem insofern bemerkenswert, als zwei dieser Fundorte nur wenige Kilometer voneinander entfernt und in demselben Flußlauf der Piuca liegen. Gleich hinter dem Eintritt der Piuca in den Karst, im Grande Duomo der Höhlen von Postumia lebt eine Population, in der 37% der Gesamtzahl der gefundenen Exemplare unpigmentiert sind und nur 24% in ihrer Färbung den Tieren entsprechen, die in belichtetem Gebiet leben. Der Rest, also etwa 39%, wird von nur schwach pigmentierten Individuen gebildet. Alle Grande Duomo-Tiere besitzen normalgestaltete Augen, doch kann das Augenpigment ganz oder teilweise geschwunden sein. Auffällig für die Population im Grande Duomo ist, daß Pigmentarmut oder Pigmentverlust der Augen auch bei Individuen vorkommt, die am Körper pigmentiert sind. Die Population am zweiten Piuca-Fundort, in der Grotta nera, zeigt andere Verhältnisse. In ihr tritt nämlich Pigmentlosigkeit der Augen nur bei ganz oder fast ganz unpigmentierten Tieren auf. Als Seltenheit weist die Grotta-nera-Population ferner rotäugige Exemplare auf, die nach den bisherigen Beobachtungen im Grande Duomo zu fehlen scheinen. Endlich besitzt die Grotta nera auch noch die »wirkliche« Höhlenform von *Asellus aquaticus*, d. h. weiße und »blinde« Tiere, diese bilden etwa 12% der Population. Im Gegensatz zu den zahlreichen Farbtypen an den beiden beschriebenen Fundorten steht die Population in der Grotta di Trebiciano. Hier leben nur unpigmentierte Asseln ohne Augenpigment, nur wenige von ihnen haben normal gebaute Augen, die Mehrzahl ist blind bzw. defektäugig. Sehr auffällig ist nun, daß die Rückbildung der Augen der Tiere aus der Grotta nera offenbar nach einem anderen Prinzip erfolgt, als die der Trebiciano-Individuen.

Die Untersuchungen führten wir im wesentlichen an Totalpräparaten durch, die mit Alaunkarmin gefärbt und in Kreosot aufgehoben wurden. Diese Methode war in vielen Fällen günstiger als die Schnittuntersuchung, bei der sich durch die chitinisierten Teile Schwierigkeiten einstellten. Alle Bilder wurden mit dem Zeichenapparat bei Immersionsvergrößerung (420fach) gezeichnet. Wenn auch nur bestimmte Teile des optischen Apparates mit Hilfe unserer Methode klar unterschieden werden können, so sind dies doch offenbar diejenigen, an denen sich die stärksten Veränderungen beobachten lassen. Über Einzelheiten der Struktur der rückgebildeten Augen (wie das Schicksal der corneagenen Zellen

usf.) soll erst dann berichtet werden, wenn alles an Totalpräparaten untersuchte Material an Hand von Mikrotomschnitten untersucht ist. Abb. 1 zeigt ein normalgebautes Auge. Die wesentlichen Bestandteile desselben, Sehnerv (N), Seh- und (hier pigmentlose) Pigmentzellen der einzelnen Ommen, ferner der zweiteilige Kristallkörper von jedem Omma sind deutlich erkennbar. Unter den *Grotta-nera*-Tieren hatten wir einige wenige Exemplare, deren Kristallkörper keine Lichtbrechung aufweisen, im übrigen aber wie das ganze Auge normal gestaltet sind. Wir nennen diesen



Abb. 1.

Typus reduziertäugig. Dank der veränderten Lichtbrechung des Kristallkörpers mag die Sehfähigkeit des reduzierten Auges mindestens verändert, wenn nicht gestört sein. Als weiteren Typus fanden wir bei der Untersuchung mit dem Binocular blinde Tiere. Ihre eingehendere Untersuchung zeigt mindestens zwei verschiedene Rückbildungsstufen des Auges. Bei dem einen Typus (Abb. 2) sind die Kristallkörper besonders stark verändert. Weder bleibt ihre typische Anzahl noch die Zweiteiligkeit oder das Lichtbrechungsvermögen gewahrt. Vielmehr liegen die Reste der Kristallkörper als vacuolenartige Gebilde zwischen den übrigen Zellen des Auges. Die stärkste Reduktion des Auges unter den *Grotta-nera*-Tieren zeigt Abb. 3. Bei diesem Typus ist jede Spur des Kristallkörpers verschwunden. Nur ein verhältnismäßig großer Zellhaufen ist übriggeblieben, dessen einzelne Elemente einen ± embryonalen Charakter zeigen. Während nämlich bei dem in Abb. 2 dargestellten Reduktionstypus die Spindelform der Kerne und ihre Färbungsfähigkeit im wesentlichen mit der der

Kerne normaler Augenzellen übereinstimmt, ist bei diesem Typus die blasige und lichte Struktur der Kerne recht auffällig.

Untersuchungen meines Schülers DE LATTIN bei blinden Landisopoden zeigen ähnliche Verhältnisse der Reduktion wie



Abb. 2.

sie bei den Grotta-nera-Tieren von *Asellus aquaticus* auftreten. Bei dem Trichonisciden *Tithanethes albus* können in vacuolenartigen Bildungen noch Rudimente der Kristallkörper vermutet werden. Bei dem Onisciden *Platyarthrus Hoffmannseggi* fehlen diese bei sonst reichlicher Entwicklung der zelligen Elemente des Auges. Die bislang beschriebenen Reduktionserscheinungen stimmen weitgehend mit denen über ein, die bei tiefsee- und höhlenbewohnenden Amphipoden beobachtet werden. Man kann feststellen, daß die peripheren Teile des Auges am stärksten verändert

sind und zuerst verschwinden, während zentripetalwärts keine Desorganisation eintritt; so ist bei allen beschriebenen Formen der Nervus opticus noch wohl ausgebildet. Während aber in bisherigen Untersuchungen anderer Autoren die verschiedenen Stufen der phylogenetischen Rückbildung bei verschiedenen Arten gefunden wurden und so eine allmähliche zentripetalwärts fortschreitende Degenerationsreihe nur erschlossen werden konnte,



Abb. 3.

ist bei *Asellus aquaticus* aus der Grotta nera eine Anzahl dieser Reduktionsformen nebeneinander innerhalb der gleichen Art vorhanden. Die Rückbildungsreihe, die man nach den bisherigen Beobachtungen am Isopoden- und Amphipodenauge aufstellen kann, erweckt den Eindruck, einer orthogenetischen Weiterentwicklung auf dem einmal an der Peripherie des Organs begonnenen Weg der Reduktion. Es ist bemerkenswert, daß wir bei *Asellus aquaticus* wenigstens Anhaltspunkte dafür besitzen, die mendelnde Vererbung dieser Reduktionstypen zu vermuten.

Man neigt vielfach dazu, die orthogenetische Reduktion unter natürlichen Verhältnissen als die Regel zu betrachten und einen Vergleich mit der Auswirkung von »Verlust«-Mutationen unserer genetischen Haustiere abzulehnen, da sich bei ihnen oft die Reduktionserscheinungen zentripetal manifestieren, während die zentrifugalen Teile z. B. des Auges noch normal gebildet sind. In dieser Beziehung sind nun die Ergebnisse der Untersuchung der sog. blinden Individuen aus der Grotta di Trebiciano bedeutsam.

Bei den blinden Trebiciano-Tieren, die gemeinsam mit solchen mit normal gestalteten Augen gefunden wurden, können hyper- und hypotrophierende Bildungen in buntestem Durcheinander, sogar bei verschiedenartigster Ausbildung auf beiden Körperseiten eines Individuums auftreten und ferner stärkste Reduktionsformen beobachtet werden. Schon bei der ersten Aussortierung unseres Materials in Kreosot unter dem Binocular fiel auf, daß zahlreiche Tiere an Stelle der in sich doppelten Kristallkörper in normaler Anzahl viel zu kleine, aber stark lichtbrechende und zahlenmäßig vermehrte Kristallkörper besaßen. Die genauere Untersuchung ergab bei jedem Tier andere Verhältnisse, von denen hier nur ein knapper Eindruck vermittelt werden kann. Die Abb. 4 zeigt das rechte und das linke Auge eines Tieres mit vermehrter Kristallkörperzahl. Auffällig ist 1. die überraschende Asymmetrie in der Ausbildung des Auges rechts und links; 2. die Kleinheit und völlig unregelmäßige Anordnung der lichtbrechenden Kristallkörper; 3. die Unpaarigkeit jedes derselben und 4. die beim vorliegenden Stück nur einseitige Nichtausbildung des Nervus opticus, an dessen Stelle ein Zellstrang tritt, der direkten Kontakt mit dem Gehirn (bei G) bekommt. Bei diesem Reduktionstypus ist also an der Peripherie nur in gewissem Sinn ein Rückbildungsprozeß des Organs zu beobachten. Mit Desorganisation ist gleichzeitig Vermehrung der Kristallkörper verbunden.

Aber ohne daß die peripheren Teile völlig rückgebildet wären, greift der Reduktionsvorgang auch schon auf zentripetale Abschnitte des Organs über, indem der Nervus opticus auf der einen Seite nicht mehr gebildet wird. Auch unter natürlichen Bedingungen folgen also die Reduktionsvorgänge nicht immer dem gleichen Gesetz. Bei anderen Individuen mit vermehrter

Kristallkörperbildung findet man oft, daß manche dieser Kristallkörper kleiner sind als die benachbarten Kerne. Abb. 5 zeigt Augen eines anderen Trebiciano-Tiers, bei dem die Kristallkörper besonders stark verändert sind, trotzdem die Größe des gesamten Auges etwa dem von Abb. 4 entspricht.

N



G

Abb. 4.

Abb. 5 zeigt Augen eines anderen Trebiciano-Tiers, bei dem die Kristallkörper besonders stark verändert sind, trotzdem die Größe des gesamten Auges etwa dem von Abb. 4 entspricht. Sie sind teilweise kleiner als benachbarte Zellkerne und besitzen nicht mehr das starke Lichtbrechungsvermögen des früheren Typs. In Abb. 6 endlich haben wir es mit einer Form zu tun, bei der das kleine Augenrudiment keine auch nur irgendwie an Kristallkörper erinnernden Teile besitzt. Die Kernform der Zellen des Augenrestes bleibt aber im Gegensatz zu dem in der Grotta nera am meisten reduzierten Typus auch bei diesem Tier spindelförmig. Ein Größenvergleich der Reduktionsformen zeigt, daß sowohl bei den Tieren

N



Abb. 5.

N



Abb. 6.

aus Trebiciano als auch bei denen der Grotta nera das gesamte Auge gegenüber dem normalen Typus verkleinert ist. Dabei kommen Schwankungen in der Größe des Organs auf beiden Seiten des gleichen Individuums vor. Diese sind bei den Trebiciano-Tieren am auffälligsten. Bei diesen treten neben den Verschiedenheiten in der Größe besonders starke Unterschiede in der Struktur der beiden Augen auf. Dasselbe Phänomen fand EIGENMANN bei den blinden kubanischen Höhlenfischen *Stygicola dentatus* und *Lucifuga subterraneus*.

Überblickt man das uns über die Augenrück- und -Mißbildung bei *Asellus aquaticus* bekannt gewordene, so ist insbesondere die erhebliche Variabilität für das betrachtete Organsystem auffällig. Eine Variabilität, die wohl am einfachsten verständlich wird, wenn man annimmt, daß die Merkmale, mutativ entstanden, sich in unseren zahlenmäßig offenbar kleinen Populationen zufällig erhalten könnten. Schon die Verschiedenheit der »blind« Formen in ökologisch so gleichartigen Verhältnissen, wie sie in der Lindner-Grotte und der Schwarzen Grotte gegeben sind, spricht gegen eine Entstehung durch direkte Bewirkung der Umwelt. So, wie wir eine erhebliche Variabilität für die Färbung vom caver-nicolen *Asellus aquaticus*-Populationen (und C. KOSSWIG auch für *Stygicola dentatus* in Bestätigung alter Angaben von EIGENMANN) mitteilen könnten, gilt das Entsprechende offenbar auch für die Augen. Im Höhlenleben sind Färbungs- und Augenverlust gleich-gültige, vielleicht sogar insofern vorteilhafte Merkmale, als auf den Energieaufwand zur Bildung nutzloser Organe verzichtet wird. Aber selbst wenn den genannten Höhlentiermerkmalen kein indirekter Anpassungswert zukommen sollte, sondern diese als gleichgültige Bildungen anzusehen sind, können sie die Grundlage abgeben, auf der es allmählich zu einer Umgestaltung der bunten Populationen zu einheitlichen Rassen kommen könnte. Dabei dürften folgende Faktoren wesentlich sein: 1. Die Einschränkung der totalen potentiellen Variabilität im Sinne HAGEDOORNS durch zufällige, nicht selektiv begünstigte Vermehrung besonders derjenigen Individuen, die Träger der degenerativen Anlage sind und 2. das wiederholte Auftreten der unter den speziellen Lebensbedingungen der Höhlen gleichgültigen degenerativen Mutationen.

Die Sammlung des Materials, das unseren Untersuchungen zugrunde liegt, war nur durch die freundliche Hilfeleistung von Herrn Grottendirektor PERCO und Dr. ANELLI, beide in Postumia

und Herrn EUGENIO BOEGAN in Triest möglich. Den Genannten möchten wir auch an dieser Stelle unseren Dank für die Unterstützung zum Ausdruck bringen. Der FRITZ-BEHRENS-Stiftung danken wir für ein gewährtes Stipendium.

Literatur:

1. EIGENMANN, Cave Vertebrates of America. Carnegie Inst. Publ. 1909. —
2. HAGEDOORN, Relative Value of Processes causing Evolution. Den Haag 1923. —
3. KOSSWIG, Über bislang unbekannte Sinnesorgane bei dem blinden Höhlenfisch *Stygicola dentatus* (Poey). Verh. Dt. Zool. Ges. **36** (1934) 185-190. — 4. Ders., Die Evolution von »Anpassungs-Merkmalen bei Höhlentieren in genetischer Betrachtung. Zool. Anz. **112** (1935) Heft 5/6. — 5. STAMMER, Untersuchungen über die Tierwelt der Karsthöhlengewässer. Verh. Intern. Verein. Limnologie **7** (1935).

37. Herr Dr. R. WEIGMANN (Göttingen, Physiol. Institut)¹ in gemeinsamer Arbeit mit A. HAMPEL:

Demonstration einer Apparatur zum fortlaufenden Registrieren sehr kleiner Sekretionsmengen.

(Mit 5 Abbildungen.)

Zur Analyse der Funktion einer Drüse ist die Feststellung der von dem Organ produzierten Sekretionsmenge von wesentlicher Bedeutung. Bei sehr kleinen Drüsen stößt man auf Schwierigkeiten, wenn man fortlaufend die Sekretionsmenge exakt bestimmen will, vor allem dann, wenn man den ganzen Vorgang fortlaufend registrieren möchte. Die Methode der Tropfenzählung hat den Nachteil, daß es stets eine gewisse Zeit dauert, bis sich ein Tropfen gebildet hat und dadurch der genaue Zeitpunkt einer Änderung der Sekretionsgeschwindigkeit nicht genau festzulegen ist. Die demonstrierte Methode erlaubt es nun in lückenloser Folge die Sekretionsmengen fortlaufend zu registrieren.

Das Prinzip der Methode besteht in folgendem. Das von der Drüse abgesonderte Sekret schiebt in einer Glasröhre eine intensiv gefärbte Flüssigkeit zwischen einer Lichtquelle und einer Selenphotozelle vor, wobei durch schlitzförmige Blenden das Licht nur durch den axialen Teil der Röhre durchgelassen wird. Da die Größe des von der Selenphotozelle gelieferten Photostromes abhängig ist von der Größe der beleuchteten Fläche und der Lichtintensität, so wird der entstehende Photostrom um so kleiner

¹ An dieser Stelle gilt mein besonderer Dank Herrn Prof. Dr. H. REIN, der es mir durch seine Gastfreundschaft ermöglichte, die Untersuchungen in seinem Institut durchzuführen. Auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft spreche ich für die gewährte Unterstützung meinen verbindlichsten Dank aus.

sein, je weiter die gefärbte Flüssigkeit in der Glasröhre zwischen Lichtquelle und Photozelle vorgeschieben ist, mit anderen Worten, je mehr Licht durch die gefärbte Flüssigkeit abgeschirmt wird. Verbindet man die Photozelle mit einem Spiegelgalvanometer, so läßt sich die Änderung des Galvanometerausschlages auf dem photographischen Kymographion registrieren.

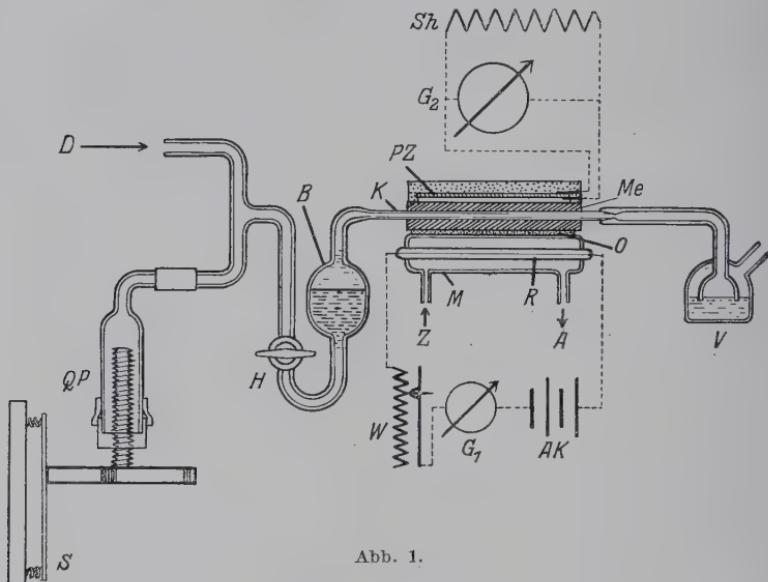


Abb. 1.

Im einzelnen ist der Aufbau der Apparatur in Abb. 1 wiedergegeben. Bei D ist die Drüse durch ihren Ausführungsgang mittels eines dünnen Vacuumschlauches mit dem völlig von Flüssigkeit erfüllten System verbunden. Das Drüsensekret schiebt die Flüssigkeit auf dem Weg von D durch den geöffneten Hahn H nach B vor. Das Röhrensystem ist bis B mit Ringerlösung erfüllt. In der Glasblase B ist dieser Ringerlösung Hexan aus Petroleum (SCHERING & KAHLBAUM, Nr. 1788) überschichtet. Das Hexan eignet sich deshalb sehr gut für die Methode, da es beim Vordringen in die dünne Glasröhre K einen sehr gleichmäßigen Meniskus ausbildet. In dem Hexan ist zur Absorption des Lichtes Solidblau, fettlöslich, SBC², gelöst.

Die Lösung soll nicht völlig konzentriert sein, da sonst leicht beim Verdunsten von Hexan in der Glasröhre K Farbstoffverunreinigungen zustande kommen können, die die Lichtdurchlässigkeit in einzelnen Abschnitten der

² Der Farbstoff wurde mir in liebenswürdiger Weise von der I. G. FARBENINDUSTRIE, Werk Offenbach, zur Verfügung gestellt, wofür ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank ausspreche.

Röhre *K* stark herab setzen und damit zu unregelmäßigen Änderungen der Galvanometerausschläge führen. Aus dem gleichen Grund muß die Farblösung auch gut filtriert werden.

Das gefärbte Hexan wird durch die Tätigkeit der Drüse in der Glasküvette *K* zwischen der Lichtquelle *R* und der Photozelle *PZ* durchgeschoben. Die Röhre *K* ist durch einen Messingblock (Abb. 1 und 2, *Me*) hindurchgeführt, der in der Papierebene (in Abb. 1) einen feinen Schlitz für den Durchtritt des Lichtes von der Lichtquelle zur Photozelle besitzt. Im Querschnitt ist dieser Spalt in Abb. 2 (*Sp*) zu erkennen. Um zu verhindern, daß Hexan verdunstet, ist an *K* eine mit Hexan gefüllte Vorlage (*V*) mittels eines Glasschliffes und Glyzerindichtung angeschlossen. Die Lichtquelle ist eine dünne röhrenförmige Glühbirne von etwa 4 Volt 0,8 Amp. Die Glühbirne muß während des Betriebes gekühlt werden. Zu diesem Zweck ist die Glühbirne in einen wasserdruckströmten (Zufluß *Z*; Abfluß *A*; Abb. 1) Glasmantel eingekittet. Der gewölbte Teil des Kühlmantels ist versilbert, um das Licht von der Glühbirne möglichst auszunützen; der ebene Teil der Kühlkammer liegt dem Messingkörper auf. Zwischen diesem und dem Kühlmantel ist zum gleichmäßigen Verteilen des Lichtes eine dünne Opalglasplatte (Abb. 1 und 2, *O*) eingelegt. Die Glühbirne *R* wird an zwei Akkumulatoren (Abb. 1, *AK*) angeschlossen, wobei zur Änderung der Lichtintensität ein Schiebewiderstand *W* und zur Kontrolle der Konstanz des Stromes das Meßinstrument *G*₁ in den Stromkreis eingeschlossen ist.

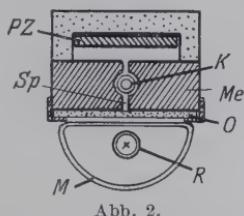


Abb. 2.

Die Photozelle ist in einem auf den Messingblock (Abb. 1 und 2, *Me*) aufgeschraubten Hartgummiblock eingeschraubt. Der Photostrom wird zu dem durch den Widerstand *Sh* geshunten Galvanometer *G*₂ geleitet. Als Galvanometer bewährte sich das sehr preiswerte Spiegelgalvanometer BSGe der Firma RUHSTRAT-Göttingen, mit dem inneren Widerstand von 1000 Ohm, der Stromempfindlichkeit von $3,8 \cdot 10^{-9}$ Amp., dem aperiod. Grenzwiderstand von 4900 Ohm und der Schwingungsdauer der ganzen Periode von 1,7 sec.

Ist durch die Tätigkeit der Drüse das Hexan in der Glasküvette *K* bis zum Ende des Spaltes vorgeschieben, so ist der Galvanometerausschlag maximal zurückgegangen (die Belichtungsintensität ist minimal geworden). Um nun bei entsprechender Emp-

findlichkeit doch auch längere Zeit die Sekretionsmengen registrieren zu können, ist es notwendig, das Hexan in *K* zurückziehen zu können, bis die Photozelle wieder voll belichtet ist. Das geschieht mit Hilfe der seitlich an das Röhrensystem *DH* angeschlossenen Pipette mit Quecksilberdichtung *QP* (Abb. 1). In dem mit Queck-

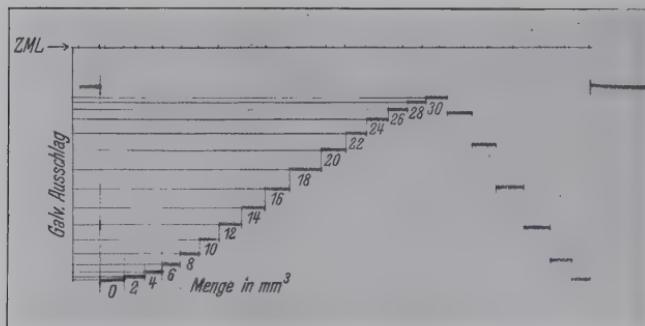


Abb. 3.

silber erfüllten Glasgefäß von *QP* befindet sich eine Stahlspindel mit sehr feinem Gewinde, die mit Hilfe einer mit Kerben versehenen Messingscheibe vor und zurück geschraubt werden kann. Durch den Schnepper *S* lässt sich die Spindel mit großer Genauigkeit stets um den gleichen Betrag (ein oder mehrere Kerbe) zurück-

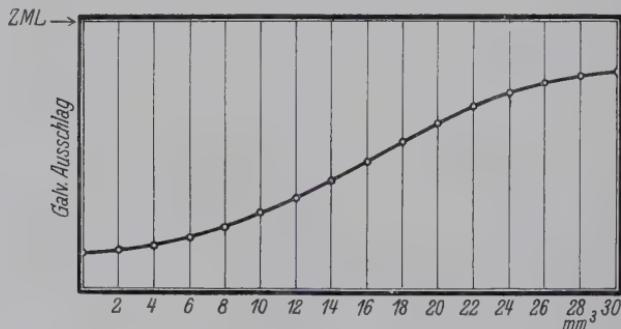


Abb. 4.

schrauben und damit das gefärbte Hexan in *K* stets um das gleiche Stück zurückziehen. Da der Widerstand in den relativ weiten Glasröhren von *QP HBKV* geringer ist als in der sehr feinen in den Ausführungsgang der Drüse eingeführten Glaskanüle, wird auf die Drüse beim Zurückdrehen der *QP* kein bemerkenswerter Sog ausgeübt.

Um zu verhindern, daß das Organ gegen einen Überdruck arbeiten muß, wird das Versuchstier um einen gewissen Betrag über die Apparatur aufgestellt.

Zur Eichung der Apparatur wird bei *D* (Abb. 1) an Stelle des Organs eine Mikrobürette angeschlossen. Das Ergebnis einer Eichung zeigt Abb. 3. Da in meinen Untersuchungen die Lichtzeichen der Zeitmarkierung stets an der gleichen Stelle des Kymographenspaltes liegen, beziehe ich die Galvanometerausschläge auf die Zeitmarkenlinie (*ZML*). Trägt man die Abstände der einzelnen Eichwerte von der Zeitmarkenlinie in ein Koordinatensystem ein (Abb. 4), so erhält man eine Eichkurve. Mit einer solchen läßt sich dann in einem Versuch die Sekretionsgeschwindigkeit feststellen. In Abb. 5 ist eine Sekretionsmengenregistrierung wiedergegeben. Darin entspricht z. B. dem Abstand *ab* des Punktes *b* von der Zeitmarkenlinie in der Eichkurve ein Punkt, der den gleichen Abstand von der Zeitmarkenlinie hat. Die diesem Punkt zugeordnete Abszisse ist ein ganz bestimmter Wert in mm^3 . Ebenso entspricht der Punkt *d* einem ganz bestimmten — im Abstand *cd* von der Zeitmarkenlinie — auf der Eichkurve gelegenen Punkt, dessen Abszissenwert eine ganz bestimmte Zahl in mm^3 ist. Die

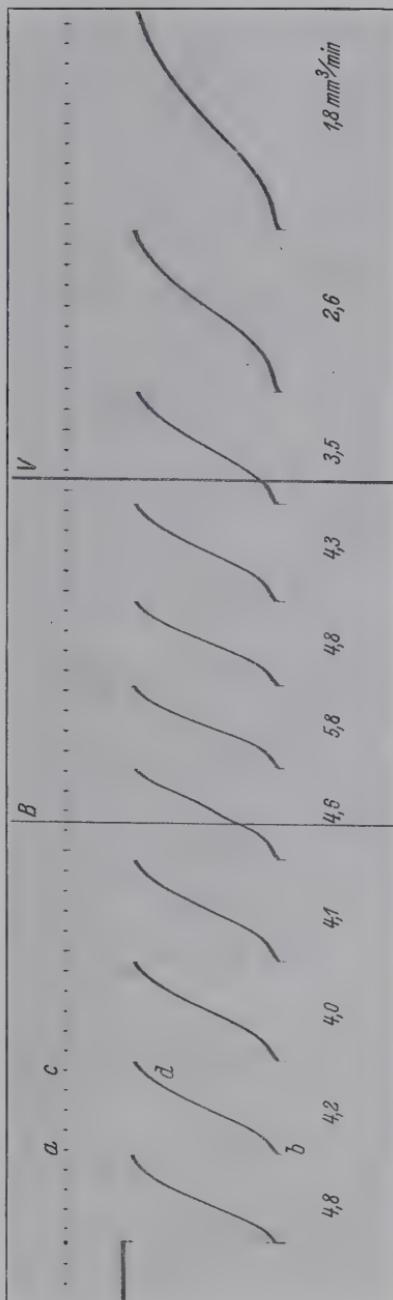


Abb. 5.

Differenz der beiden (für *b* und *d*) aus der Eichkurve abgelesenen mm^3 -Werte ergibt dann die von dem Organ in einem gewissen Zeitintervall abgegebene Sekretionsmenge. In der Abb. 5 ist bei *B* eine Sekretionsanregung und bei *V* eine Hemmung erzeugt worden. Man sieht deutlich, wie rasch mit der Methode Änderungen der Sekretionsgeschwindigkeit festgestellt werden können, die in der Größenanordnung von Kubikmillimetern liegen.

38. Herr Dr. G. GOTTSCHEWSKI (Berlin-Dahlem):

Demonstration: Speicheldrüsenpräparate.

Außer Photos und Schemata wurden folgende Dauerpräparate bzw. Frischpräparate gezeigt:

1. *Chironomus thummi*.
2. *Drosophila melanogaster*, normales ♀ und normales ♂.
3. *Drosophila funebris*, normales ♀ und normales ♂.
4. Translokation: 1-2 und 3-2.
5. Inversion: Chromosom I (*dl 49*) und Chromosom III (III-*Res ca*).
6. Deficiency: Chromosom I Notch 8 und yellow Notch (Lokal. v. white).
7. Chromosomenringbildung (X-Chromosom).
8. Symmetrische Verdopplung (Bar-Fall).
9. Präparation von Speicheldrüsen.

- A. Larven, Ende des 3. Stadiums aus Pärchenkulturen entnommen. Haltungstemperatur möglichst tief.
- B. 1. Larven in Ringerlösung (Froschformel) präparieren. Hinter dem Mundhaken abschneiden, Speicheldrüsen herausquellen lassen. (Präparation auf Eis.)
2. a) Einen Tropfen Karmineisessig zufügen, circa 20 Min. stehen lassen, erwärmen, quetschen, mit Paraffin einschließen. Präparat hält sich gut 2 Wochen.
- b) Dauerpräparat: Objektträger mit Eiweißlösung einreiben, antrocknen lassen, Speicheldrüsen auf diesen Objektträger überführen, färben, quetschen. Präparat in 96 proz. Alkohol soweit hineinstellen, daß das Deckglas ca. 5 mm in Alkohol steht. Nach $\frac{1}{2}$ Std. ganz in 96 proz. Alkohol hineinstellen. Meist fällt das Deckglas nach kurzer Zeit von allein ab. Sonst beim Abheben darauf achten, daß das Präparat nicht verrutscht. Einige

Tropfen Euparal oder venetianisches Terpentin auf das Präparat geben, einschließen.

c) Schnellste Herstellung von Karmineisessig: 50proz. Eisessig + Karmin (gesättigt) 1-2 Std. im Wasserbad kochen lassen. Beim Kochen die Flasche mit einem Wattebausch leicht verschließen. Filtrieren, abkühlen lassen, in kühlen Räumen reifen lassen. Mit Eisennadeln präparieren.

39. Herr Prof. C. APSTEIN (Berlin):

**Nochmals die Orthographie
in Zoologischen Veröffentlichungen.**

In einem Centralblatt — es schreibt sich selbst mit C — fand ich innerhalb eines Vierteljahres viermal die entsetzlichen Worte »des Zökums« und in einem einzigen Referat die Worte: Kardia, Korpus, Zökum, Rektum, in einem anderen Kokzidien! Ich sagte mir, wie ist solch haarsträubende Schreibweise möglich ??

Es sind über Schreibung zoologischer Namen und Termini technici eine Reihe von Arbeiten — alle in dem gleichen Sinne — erschienen. Im Jahre 1904 veröffentlichte SPENGEL [1] seine Anschauungen über Schreibweise, gleichzeitig ZIEGLER [2], und KORSCHELT [3] schloß sich als Herausgeber des Zoologischen Anzeigers ihnen an. Dann setzte am 25. Mai 1904 die Deutsche Zoologische Gesellschaft eine Kommission ein [4], die am 31. Juli 1904 in Göttingen tagte, und bei der Zoologen und Anatomen vertreten waren. Über die Beschlüsse der Kommission berichtet SPENGEL [5] und legte sie am 14. Juni 1905 der Deutschen Zoologischen Gesellschaft auf ihrer Versammlung in Breslau vor. Alle Punkte wurden einstimmig angenommen, soweit Beschlüsse gefaßt wurden. Diese Beschlüsse fasse ich kurz zusammen:

1. Für die Termini technici ist die historische Schreibweise beizubehalten. Im Sinne dieses Satzes sind die Tiernamen den Terminis zuzurechnen. Alle Tiernamen sollen, auch wenn sie mit deutscher Endung verwendet werden, ausschließlich in der in der wissenschaftlichen Nomenklatur gültigen Schreibung angewandt werden.

2. An der Umschreibung der griechischen Buchstaben ϑ durch th, φ durch ph, $\dot{\varrho}$ durch rh und $\dot{\varrho}\dot{\varrho}$ durch rrh soll festgehalten werden.

3. Eine Umschreibung des lateinischen c und des griechischen χ durch z ist durchaus unzulässig¹.

4. Im Auslaut und in Ableitungen mit folgendem hellen Vokal soll c durch k ersetzt werden, also heterocerk, Heterocerkie.

5. Aus dem Griechischen stammende Worte sollen latinisiert werden.

a) Vor einem hellen Vokal soll k statt c gesetzt werden, wenn es die Aussprache verlangt, also Caryokinese. Dazu ist zu bemerken, daß außer dem Stamme $\pi\mu\nu$, der in den Wörtern Caryokinese, caryokinetisch, kinetisch und Kinoplasma Verwendung findet, nur noch kionocan, Keratin und das in die Volkssprache übergegangenen Wort Skelett — $\sigma\kappa\epsilon\lambda\epsilon\tau\sigma\tau$ — mit seinen Zusammensetzungen wie skeletogen in Frage kommen würden (s. unten).

b) Vokale sollen griechische Schreibweise behalten, also cleistocarp, nicht clistocarp.

6. Die Verwendung der Umlaute ä, ö, ü für ae, oe, ue soll fakultativ sein mit der Einschränkung, daß die lateinische Endung immer ae zu schreiben ist.

Dazu gebe ich einige Beispiele:

1. Cyclostoma ($\kappa\acute{\nu}\lambda\lambda\sigma$, $\sigma\tau\acute{\mu}\sigma\alpha$) und Cyclostomen. Copepoda ($\kappa\acute{\nu}\pi\eta$, $\pi\acute{\nu}\sigma$) und Copepoden. Coccidia ($\kappa\acute{\nu}\kappa\kappa\sigma$) und Coecidien. Copula und Copulation.

2. In wissenschaftlichen Werken wird danach wohl stets verfahren. Auch im gewöhnlichen Leben finden wir meist Photographie statt Fotografie.

3. Es heißt nur Cuticula, Nucleus, Clavicula, Copula, Coecum, Coelom ($\kappa\acute{\nu}\lambda\sigma$), Cytoplasma ($\kappa\acute{\nu}\tau\sigma\sigma$), nidicole Insekten.

Auf einen Irrtum möchte ich aufmerksam machen. Das Wort homozygot finde ich öfter mit c geschrieben wie Lymphocyten. Homozygot kommt aber von $\delta\mu\sigma\sigma$, $\zeta\acute{\nu}\gamma\gamma\acute{\nu}\sigma\alpha\tau$, Lymphocyten aber von lympha, $\kappa\acute{\nu}\tau\sigma\sigma$.

5. Pancreas ($\pi\acute{\nu}\gamma\kappa\sigma\sigma\alpha\sigma$), Leucocyten ($\lambda\acute{\nu}\nu\kappa\sigma\sigma$, $\kappa\acute{\nu}\tau\sigma\sigma$), Sclera ($\sigma\kappa\lambda\eta\sigma\sigma\sigma$).

b) Nach den Internationalen Regeln soll das griechische ει durch i wiedergegeben werden, also Chilostoma ($\chi\acute{\nu}\lambda\sigma\sigma$, $\sigma\tau\acute{\mu}\sigma\alpha$), αι durch ae. Limnaea ($\lambda\acute{\nu}\mu\gamma\alpha\sigma\sigma$).

¹ H. PETERSEN schreibt im Vorwort zu »Histologie und mikroskopische Anatomie 1935 — worauf mich Herr Prof. W. J. SCHMIDT-Gießen aufmerksam machte — »Dort wo das lateinische Wort Glied eines deutschen Satzes wurde, insbesondere auf deutsche Weise mit Artikel versehen und dekliniert wurde, habe ich statt c k und z geschrieben, zumal heute im Lateinischen c stets wie k gesprochen wird. Daß dabei allerlei Willkür unterläuft, ist selbstverständlich.«

6. Areolae.

Im übrigen bedaure ich diesen Beschuß, der Verwirrung anrichten kann.

Coelenterata, Coelenteraten, Oesophagus, Coecum können doch nur nach nr. 1 mit oe, nie mit ö geschrieben werden, ebenso muß die Vorsilbe *prae* mit ae, also Praeputium, praesumptiv und auch Phaenotypus in gleichem Sinne geschrieben werden.

Die Regeln sind klar und ich verweise auf die Werke von BRESSLAU und ZIEGLER, HIRSCH-SCHWEIGGER, DE TERRA, TRIEPEL, *Nomina anatomica* [7-11], die ganz diese Regeln befolgen und in denen man sich jeder Zeit — auch über Ableitung der Worte — Rat holen kann.

Deklination fremdsprachlicher Worte. Im Zoologischen Bericht richte ich mich bei Korrektur der Referate nach folgenden Leitsätzen, um eine Einheitlichkeit zu erzielen:

Lateinische und griechische Worte, die ganz in die deutsche Sprache übergegangen sind (a), muß man auch wie deutsche Worte deklinieren; Worte, die in die deutsche Sprache nicht oder nicht voll aufgenommen sind, die nur in der Wissenschaft gebraucht werden, kann man nicht deutsch deklinieren (b), sondern in der Ursprache bzw. sie unflexiert lassen.

a) Ins Deutsche übergegangene Worte, z. B. Muskel (*Musculus*), Individuum (*individuus* unteilbar), Zentrum (*centrum*, *κέντρον*), Extrakt (*extrahere*), Studium, Stadion (*στάδιον*), Mikroskop (*σκοπεῖν*). Solche Worte erhalten im Genitiv ein s — soweit sie masc. oder neutr. generis sind.

b) Femur, des Femur und Femora. Abdomen, des Abdomen und Abdomina. Lumen, des Lumen und Lumina. Narcoticum, des Narcoticum und Narcotica (*ναρκωτικός*). Pharmacum, des Pharmacum und Pharmaca (*φάρμακος*). Soma, des Soma, Plural Somata (*σῶμα*, *σώματα*). Embryo, des Embryo, Plural² Embryonen (*εμβρύον*). Ganglion, des Ganglion, Plural Ganglien (*γαγγλίον*). Aber Ganglia spinalia als Term. techn. Sperma, des Sperma (*σπέρμα*). Plasma, des Plasma (*πλάσμα*).

Übrigens gibt es von allen diesen Terminen auch deutsche Ausdrücke, die verwendet werden können (Oberschenkel, Hinterleib, Hohlraum, Betäubungsmittel, Arznei, Leibesfrucht, Nervenknoten, Same). Charakteristikum, Plural Charakteristiken, nicht aber Charakteristika, sondern besser Characteristica.

² Bei griechischen Wörtern sind die griechischen Endungen im Plural meist ungebräuchlich. Embryonen, nicht Embrya.

Maxima und Minima zeigen durch die Endung, daß Maximum und Minimum noch Fremdlinge sind, also im Genitiv kein s anhängen.

Möge also »des Zökums« endlich aus der wissenschaftlichen Schriftsprache verschwinden! Sache der Herausgeber ist es, auf die Schreibweise zu achten.

Literatur:

1. SPENGEL, J. W., Die Orthographie in Zoologischen Zeitschriften in: Zool. Anz. **27**/6 (1904) 177-183. — 2. ZIEGLER, Über die Orthographie in der Zoologie. Ebd. **27**/6 (1904) 183-184. — 3. KORSCHELT, E., Zur Orthographie der Tiernamen und zoologischen Fachausdrücke. Ebd. **27**/6 (1904) 185. — 4. Verh. Dtsc. Zool. Ges. **14** (1904) 47. — 5. SPENGEL, J. W., Beschlüsse auf der Konferenz zur Beratung über die Orthographie in biologischen Publikationen, Göttingen am 31. Juli 1904, in: Zool. Anz. **28**/11 (1905) 409-410. — 6. SPENGEL, J. W., Über die Frage der Rechtschreibung von Tiernamen und zoologischen Fachausdrücken, in: Verh. Dtsc. Zool. Ges. **15** (1905) 43-46. — 7. BRESSLAU, E. u. ZIEGLER, H. E., Zoologisches Wörterbuch. 3. Aufl. G. Fischer, Jena 1927. — 8. HIRSCH-SCHWEIGER, E., Zoologisches Wörterbuch, in: Veits Sammlung wissensch. Wörterbücher. W. de Gruyter u. Co., Berlin 1925. — 9. DE TERRA, P., Vademecum anatomicum 1913. G. Fischer, Jena. — 10. TRIEPEL, H., Die anatomischen Namen, ihre Ableitung und Aussprache. 11. Aufl. Bergmann, München 1927. (Seitdem weitere Auflagen erschienen.) — 11. Nomina anatomica, mit Bemerkungen von STIEVE. G. Fischer, Jena 1936.

40. Herr G. FRANZ (München):

Über die reflektorische Regulierung des Gasgehaltes in der Schwimmblase der Fische.

Wohl die meisten Fische mit Schwimmblase können Störungen des Gasgehaltes in ihrer Schwimmblase durch Absorption bzw. Sekretion und kompensatorisches Nachunten- bzw. Nachobenschwimmen ausgleichen. Darüber hinaus besitzen die Physostomen die Fähigkeit, durch Gasspucken bzw. Luftschlucken Veränderungen der Gasmenge herbeizuführen.

Die vorliegende Untersuchung zielte a) auf eine Analyse der reflektorischen Vorgänge des Gasspuckens ab und sollte b) durch Verwendung des Spuckreflexes als Methode zur Klärung noch strittiger Fragen der Schwimmblasenphysiologie beitragen.

Das Versuchstier war die Elritze. Die Auslösung des Spuckens wurde in geeigneten Gefäßen durch Unterdruck bewirkt.

Folgende Ergebnisse konnten erzielt werden:

Zu a) Der Spuckreflex stellt einen im doppelten Sinne aktiven Vorgang dar. Er besteht 1. aus dem aktiven Auspressen des Schwimmblasengases in die Mundhöhle, das durch die Schwimm-

blasenmuskulatur bewirkt wird, und 2. dem sich daran anschließenden Ausspeien. Zwei Reflexe folgen aufeinander. Es liegt demnach im Prozeß des Gasausstoßens ein Kettenreflex vor. — Die Perception der Unterdruckkreize, die die Auslösung des Spuckens nach sich ziehen, erfolgt nach dem Prinzip der doppelten Sicherung: Indirekt findet sie durch Wahrnehmung des Auftriebs statt, dem die Elritze bei Unterdruck durch die Volumvergrößerung der Schwimmblase unterworfen ist, direkt ist sie durch die Schwimmblasenwand gewährleistet. — Von den drei Möglichkeiten, die für die Leitung der Erregungen in Betracht zu ziehen sind, dem WEBERSchen Apparat als Übertragungsmechanismus, dem Sympathicus und dem Vagus konnten durch Ausschaltungsversuche die Vagi als Reflexbahn ermittelt werden.

Zu b) Auf Grund der Tatsache, daß nach Ausschaltung des Auftriebs die Auslösung des Gasspuckens bei dem gleichen Unterdruck wie vorher einsetzt, ist zu folgern, daß der Elritzenschwimmblase Sinnesfunktion zuzuschreiben ist. — Durch Malleusextirpationen, die den Spuckreflex nicht verändern, und durch Aufweisen der Fehlerquellen in den Untersuchungen früherer Forscher konnte gezeigt werden, daß der WEBERSche Apparat nicht im Dienste einer hydrostatischen Funktion steht. — Im Unterdruckexperiment wurde beobachtet, daß die Elritze bis zu einem gewissen Grade imstande ist, sich durch aktive Volumverkleinerung der Schwimmblase, die ohne Gasspucken vor sich geht, der Wirkung des Auftriebs zu entziehen. Aus dieser Fähigkeit und den eingangs erwähnten drei Mechanismen zur Regulierung des Gasgehaltes erhellt, daß die Erhaltung der normalen Gasfüllung in der Schwimmblase und damit des Schwebevermögen überaus gut gesichert ist.

Eine ausführliche Veröffentlichung wird voraussichtlich demnächst in der Zeitschrift f. vergl. Physiologie erfolgen.

41. Herr Prof. FRIEDRICH SEIDEL (Königsberg i. Pr.):

Entwicklungsphysiologie des Insekten-Keims.

1. Referat.

(Mit 24 Abbildungen.)

Der Insektenkeim wurde erst in jüngster Zeit der entwicklungsphysiologischen Analyse zugänglich gemacht. Entgegen allen experimentellen Schwierigkeiten erforderten die Fortschritte

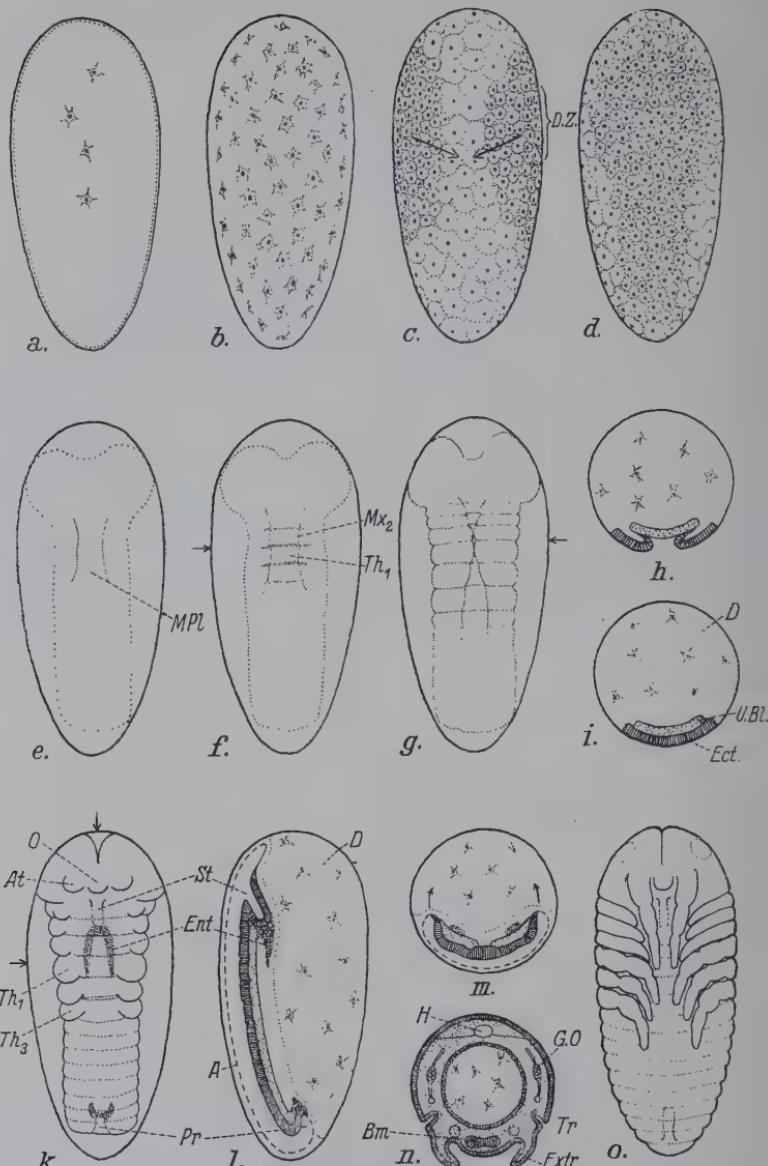


Abb. 1. Schema zur embryonalen Entwicklung der Körperform bei den Insekten. a Schnitt durch ein Vierkernstadium, b Totalansicht eines 128-Kernstadiums, in dem sich die Kerne in einer Sphäre nahe der Eioberfläche befinden. c Bildung der rechten und linken Hälfte der Keimanlage durch Zusammenscharung der Blastodermzellen zuerst im Differenzierungszentrum (D.Z.). d Ventrale Keimanlage, entstanden durch Zusammenschluß der Hälften im Sinne der Pfeile der Abb. c. e Formierung des Keimstreifs mit Kopflappen. Beginn der Primitivrinnenbildung durch Abgrenzung einer Mittelpfanne (M.Pf.) von den Seitenplatten im Differenzierungszentrum, f Erste Anlage der Segmente derselbst als praesumptives zweites Maxillensegment (Mx_2) und erstes Thoraxsegment (Th_1) vor und hinter dem Pfeil, g Fortsetzung der Primitivrinnen- und Segmentbildung vom Differenzierungszentrum aus nach vorn und hinten. Zusammenrücken der Ränder der Primitiv-

unserer Erkenntnis der Vererbungserscheinungen an Insekten eine Untersuchung des Eies dieser Tiere, um den Weg für eine Analyse der embryonalen Entwicklung frei zu machen, die in gleicher Weise Erbfaktoren und Entwicklungsfaktoren erfassen kann. Auch lassen die Besonderheiten der Insekten-eier von einer solchen Untersuchung eine Erweiterung unserer allgemeinen Vorstellungen über Eiorganisation und Entwicklungsvorgänge erhoffen. Die Eier zeichnen sich durch verschiedenartige Formen, auffällige Strukturen aus, durch eine gesetzmäßig wechselnde Anordnung der Eielemente beim Übergang von einer Insektengruppe zur anderen. Wenn es gelingen würde, diesen Elementen bestimmte Funktionen zuzuordnen, so könnten hier besonders eindrucksvoll morphologische und physiologische Untersuchungen zu einer Einheit zusammentreten, um Bild für Bild die Aufeinanderfolge der verschiedenen Formen und Strukturen eines Systems und die Wechselwirkungen aufzuzeigen, die von einem embryonalen Zustand zum anderen führen, bis zur Gestaltung der Larve und des erwachsenen Tieres, und von dort aus wieder zur Entstehung der Struktur des befruchtungsfähigen Eies.

Aus den zum Teil sehr verwickelten und wechselvollen Entwicklungsvorgängen der verschiedenen Insekten heben wir am Schema Abb. 1 zunächst diejenigen heraus, die als typisch gelten können und unmittelbar an der Bildung der Körpergrundgestalt des Insektenkeims teilhaben:

Die Entwicklung der Insekten beginnt mit superfizieller Furzung. Im Innern eines massigen Dottersystems, das in vielen Fällen von einer oberflächlichen Plasmahaut, dem Keimhautblastem (Abb. 1a) umgeben und von hier aus netzartig mit feinsten Plasmasträngen durchzogen ist, liegt in einem mit dem Plasmanetz allseitig verbundenen Plasmahof der Eikern. Er wandert zur Reifeteilung an eine Seite der Eioberfläche, vollzieht dort innerhalb einer Zone verstärkten Keimhautblastems, dem Richtungsplasma, die Reifeteilungen und geht dann mit dem inzwischen

rinne im Differenzierungszentrum zur Abfaltung des unteren Blattes. *h* Querschnitt in Höhe des Pfeiles der Abb. f. *E*insenkung der Mittelplatte. *i* Querschnitt durch den Keim der Abb. g. *B*ildung des unteren Blattes (*UB*) aus der Mittelplatte. *Ect* Ektoderm. *D* Dotter. *k* Sonderung der Organanlagen und Auftreten der Extremitäten, zuerst im zweiten Maxillen- und ersten Thoraxsegment. *B*ildung des Stomodaeums (*St*) und des Entoderms (*Ent*), das in zwei Streifen den Raum zwischen Stomodaeum und Proktodaeum überbrückt. *B*eginn der Bildung des Proktodaeums (*Pr*). *A* Amnion. *l* Längsschnitt durch das in *k* abgebildete Stadium. *m* Querschnitt durch dasselbe. Auf der Eiventalseite drei Keimschichten, die im Sinne der Pfeile den Dotter umfassen werden. *n* o Vollendet Rückenschluß. *n* Querschnitt. *o* Totalbild von der Ventraleite. *Bm* Bauchmark. *Extr* Extremitäten. *GO* Geschlechtsorgane. *H* Herz. *Tr* Trachee. (Original.)

durch die Mikropyle eingewanderten Spermiumkern die Befruchtung ein. Während der Furchung stoßen sich die Tochterkerne innerhalb des Dottersystems mehr oder weniger weit voneinander ab (Abb. 1a), gelangen schließlich, nachdem sie in bestimmten Fällen eine Sphäre gebildet, d. h. sich parallel der Eioberfläche geordnet haben (Abb. 1b), in das oberflächliche Keimhautblastem und lagern sich dort als Blastoderm nahe aneinander. Nur wenige Zellen bleiben als Vitellophagen zur Auflösung des Dotters in diesem zurück.

Die Bildung der Keimanlage aus dem Blastoderm bildet den Auftakt zur zweiten Periode, dem Aufbau der Körpergrundgestalt: Die mehr oder weniger gleichmäßig auf der Eioberfläche verteilten Blastodermzellen scharren sich — meist zuerst an den beiden Längsseiten des Eies (Abb. 1c), dann sich in der Medianen vereinigend (Abb. 1d) — als Ventralseite des Embryo zu einer verstärkten Zellschicht, der Keimanlage, zusammen. Indem in dieser eine mediane Partie (*M. Pl.*) von zwei seitlichen sich abgrenzt und unter Primitivrinnenbildung als unteres Blatt (*U. Bl.*) unter die Oberfläche verlagert wird (Abb. 1e-i), indem weiterhin vorne und hinten je eine den Dotter einbeulende Delle als Anlage des Vorder- und Enddarms entsteht (Abb. 1k, *St.*, *Pr.*), und beide durch Zellmaterial, das sich vom unteren Blatt abspaltet, brückenartig verbunden werden (Abb. 1l, *Ent.*), wird der Keim dreischichtig und beginnt sich zu segmentieren (Abb. 1g). Von dieser Körpergrundform aus geschieht die Sonderung der Organ-systeme durch Bereitstellung besonderer Zellgruppen für alle Organanlagen. Vor Beginn der letzten embryonalen Periode aber, der der histologischen Differenzierung, setzt an den Seiten des Keimstreifs in allen drei Schichten ein Wachstum im Sinne der Pfeile der Abb. 1m ein. Sie umfassen das Dottersystem von den Seiten her und vollziehen den Rückenschluß, so daß als Körperform sichtbar wird: Ein dreischichtiger Schlauch, der von Dotter erfüllt ist und in den die Anlagen der vorderen und hinteren Delle als Mund mit Vorderdarm und After mit Enddarm sich öffnen (Abb. 1n, o).

Die sämtlichen Differenzierungen zur Körpergrundform vollziehen sich in einer bestimmten Zeit- und Raumordnung, die bei den verschiedenen Insektenordnungen wiedergefunden werden konnte: Die Zusammenscharung der Blastodermzellen zur Keimanlage beginnt zuerst an einem bestimmten Ort und setzt sich von dort nach vorn und hinten fort (Abb. 1c, *D.Z.*). An gleicher Stelle

hebt die Einsenkung der Primitivrinne (Abb. 1e) an. Und nun folgen Welle auf Welle die weiteren Differenzierungen von diesem Ort aus, den wir als Differenzierungszentrum bezeichnen und der, nach dem Auftreten der ersten Segmente zu urteilen, etwa am praesumptiven Vorderrande des ersten Thoraxsegmentes (Th_1) liegt. Die Primitivrinnen schließen sich hier zuerst (Abb. 1g), hier beginnen die Extremitäten auszuwachsen und lassen in seltenen Fällen auch einen Größenunterschied von der ersten bis zur dritten erkennen (Abb. 1k, Th_1 , Th_3). Die histologische Differenzierung, z. B. im Bauchmarks, wird hier zuerst vollzogen. Auch bei fern vom Differenzierungszentrum auftretenden Organen, wie z. B. dem Stomodaeum und Proktodaeum, macht sich ein Differenzierungsunterschied entsprechend der näheren und weiteren Entfernung vom Differenzierungszentrum geltend (Abb. 1k, l). Selbst in der postembryonalen Entwicklung bleibt diese Differenzierungsordnung noch erhalten.

Die wesentlichen allgemeinen Vorgänge der Bildung der Körpergrundgestalt durch eine Keimanlage auf der ventralen Oberfläche eines Dottersystems, die Umfassung der Dottermasse beim Schluß des Rückens, das Durchstoßen von Stomo- und Proctodaeum teilen die Insekten mit den übrigen Arthropoden und den Anneliden, so daß auf dieser Ebene besser als bei einem Vergleich der Furchungsprozesse der Zusammenhang zwischen beiden Tiergruppen sichtbar wird. Durch genaue Verfolgung der ersten Anlage bei dem primitiven Orthopteron *Tachycines asynamorus* konnte GERHARD KRAUSE die unmittelbare Übereinstimmung selbst von Einzelheiten dieses Vorgangs für Orthopteren und Oligochaeten (*Tubifex* PENNERS 1923) dartun. In beiden Tiergruppen erfolgt die erste Anlage in zwei Längshälften seitlich-dorsal auf dem Dottersystem; die Teile wandern getrennt über die beiden Seiten ventralwärts und fügen sich erst dort endgültig zu einer einzigen Anlage zusammen. Nur der Weg zur Bildung der ersten Anlage während der Furchung ist bei Arthropoden und Anneliden verschieden.

Auch unter den Insekten selbst sind die ersten Bildungsvorgänge, die schließlich in die wesentlichen und gleichartigen der Primitivrinnenbildung, des Schichtenbaues und der Segmentation des Keimstreifs einmünden, verschieden abgewandelt. Gesetzmäßig ändern sie sich in dem Maße, in dem die Estrukturen selbst andere werden: Es lassen sich verschiedene Eitypen unterscheiden, deren Vertreter wir jeweils in bestimmten Ordnungen

bevorzugt antreffen. In der Reihe: Odonaten, Hemipteren, Orthopteren, Hymenopteren, Coleopteren, Lepidopteren, Dipteren sind die Endglieder folgendermaßen charakterisiert. In dem einen Falle, in dem wir von einem strukturell nichtdeterminativen Eitypus gesprochen haben und hauptsächlich Kurzkeimer antreffen, gewinnt eine durchgängige festgefügte Richtungsorganisation erst sehr spät in der Entwicklung Gestalt. Der Keim lagert sich im Verlauf der Entwicklung im Ei öfter um (Blastokinese) und liegt häufig asymmetrisch zu den Eiachsen. In dem anderen Fall des strukturell determinativen Eitypus decken sich Eiachsen und Keimachsen und liegen gleichmäßig fest. Zu ihm gehören meist Langkeimer. Bei den zuerst genannten ist das Keimhautblastem, wenn überhaupt vorhanden, gleichförmig gebaut (*Platycnemis*), bei den anderen meist in verschiedenen Richtungen differenziert. Im Zusammenhang damit ist die Furchung bei den ersten autonom, bei den letzteren oft spezialisiert, indem die Furchungskerne vorbestimmte Wege einschlagen und an diesen schon vor der Einwanderung ins Blastem den Ort der Keimanlage erkennen lassen (vgl. S. 324, Abb. 20; Dipteren NOACK 1901, Lepidopteren SEHL 1931, *Tenebrio Ewest* 1936, Hymenopteren SCHNETTER 1934). Auf der einen Seite führen die Eielemente zunächst allgemeine Differenzierungen wie eine gleichmäßige Blastodermbildung, durchgehenden Schichtenbau und strenge Segmentierung durch und sondern erst auf dieser Grundlage die speziellen Organsysteme. Auf der anderen Seite schreiten die Zellkomplexe voneinander getrennt unmittelbar von der Furchung zur Bildung der Organe. Für sie ist eine Keimbahn mit auffallenden Merkmalen wie Chromatindiminution, keimbahnbegleitenden Substanzen und Polzellenbildung bezeichnend (SEIDEL 1924).

Diesen vielen verschiedenartigen Struktur- und Entwicklungsmerkmalen entspricht ein bestimmtes entwicklungsphysiologisches Verhalten der beiden Eitypen bei der Isolierung von Teilen des sich furchenden Eies. Im ersten Fall schreitet der Keim leicht zur Selbstregulation, während diese im zweiten Fall meist unterbleibt oder nur unter ganz bestimmten Bedingungen zu erreichen ist. Das sei zunächst an einer Reihe von Beispielen aus den einzelnen Insektenordnungen geschildert.

Für die Apterygoten liegen keine Versuche vor. Unter den Odonaten zeigte die Libelle *Platycnemis* sehr weitgehende

Regulationsmöglichkeiten. Durch mechanisches Abknicken des Eies, durch Erhitzen mit dem Thermokauter oder durch Reizung mit dem ultravioletten Licht des Strahlenstichapparates können Teile des Dotters gezwungen werden, sich auszudehnen oder abzuspalten, und alle Arten dieser Aufteilungen des Eisystems haben in einem geringen Prozentsatz der Fälle eine Teilung des Embryo unter Ganzbildung zur Folge. Abb. 2 zeigt nach einem Strahlenstichexperiment eine Larve mit verdoppeltem Hinterende. Wir verfolgen die Aufteilung des Abdomen vom 4. Segment an, die Anlage von 6 statt 3 Schwanzkiemen, im Inneren die Gabelung des Darms vom einheitlichen Mitteldarm aus. — Die Entwicklung von einem Zwergzwillling aus einem Ei wurde durch einen mechanisch erzeugten Schrägpalt verursacht. Er hat sich innerhalb eines normalen ausdifferenzierten Embryo, dessen Extremitäten auf der Ventralseite der Abb. 3a zu verfolgen sind, entwickelt. Abb. 3b lässt ihn von der Seite, Abb. 3c in Dorsalansicht erkennen. Der zweigeteilten Kopfkapsel des Normalen mit dem opaken Scheitelchitin (*Sch. Ch.*) entspricht die des Zwergen (*sch. Ch.*). Ebenso wie die Augen des Normalen tragen die des Zwergen 7 Fazetten (*au*). In den drei Thoraxsegmenten wie im ersten Abdominalsegment ist deutliches Muskelansatzchitin ausgebildet (*M. Ch.* bzw. *m. ch.*). Das Abdomen des Zwergen hat die normale Segmentzahl, ebenso lassen sich die Enddarmporten in beiden Keimen auffinden (*Epf.* bzw. *epf.*). Sämtliche Teile des Zwergen sind harmonisch verkleinert. Da die beiden Keime offenbar durch einen Frontalspalt schon in der Keimlage Rücken an Rücken spiegelbildlich angelegt waren (Abb. 3e), mußten beim Rückenschluß, als ihre seitlichen Partien den Dotter zu umfassen begannen, die des



Abb. 2. *Platycnemis pennipes* (Odonata). Verdopplung des Hinterendes durch Spaltung des Eimaterials infolge Bestrahlung mit ultraviolettem Licht im Stadium der Zusammenscharung der Zellen Abb. 10 k. Vergr. 30 ×. (Original.)

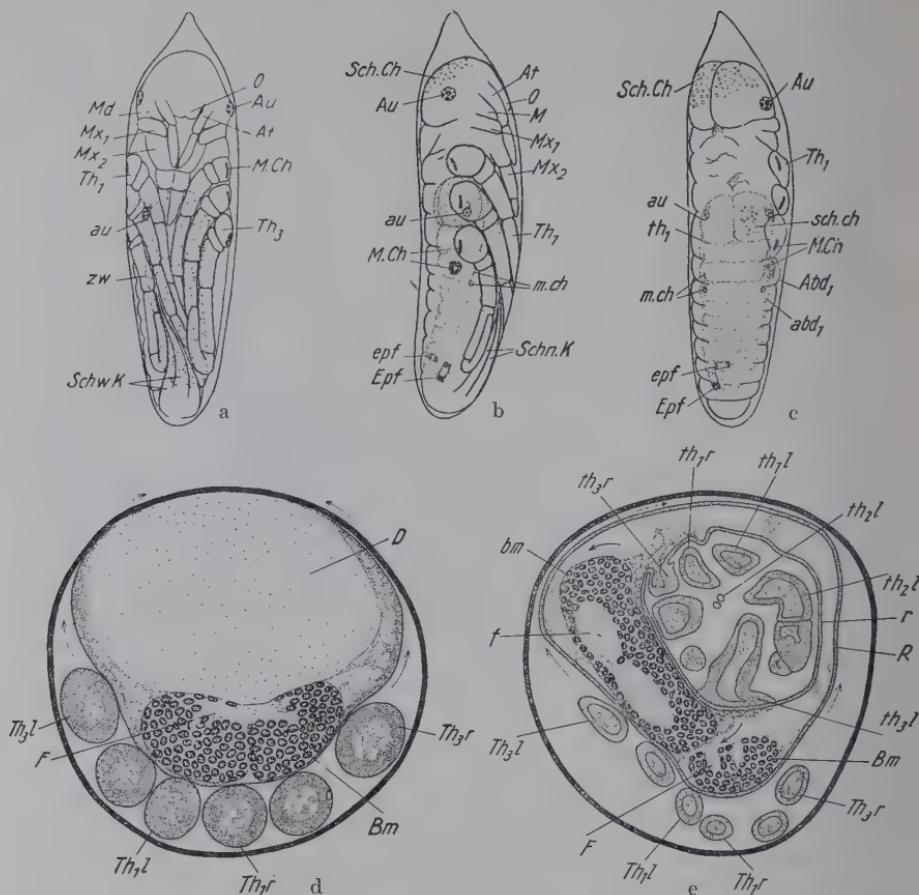


Abb. 3. *Platycnemis pennipes*. Zwergzwilling nach Spaltsetzung durch mechanischen Bruch des Eimaterials zu Beginn der Furchung. Mitten in einem normal großen Keim ein Zwergembryo, dessen Mediane einen kleinen Winkel mit der des großen Keimes bildet. Schsitzel des Zwergenkopfes der flachen Eiseite zugewandt. Harmonische Verkleinerung des Zwergen gegenüber dem Normalen beim Vergleich der Kopfkapseln, der Augen (*Au* bzw. *au*), der Segmente, des Muskelansatzchitins in den Thoraxsegmenten und dem ersten Abdominalsegment (*M. Ch* bzw. *m. ch*) und der Enddarmpforte (*Epf* bzw. *epf*) deutlich. Hinweise für den normalen Embryo mit großen, für den Zwerg mit kleinen Anfangsbuchstaben. a Ventrale Seite, b Rechte Seite, c Dorsalseite. (Vergr. ca. 50 \times). d, e Querschnitt durch den vorderen Teil des Abdomens von einem normalen Keim (d) und dem Zwergzwilling (e). Die Teile der beiden Partner in e sind spiegelbildlich symmetrisch zueinander gelagert: Von der Ventrale Seite aus gesehen folgen mit geringer Verschiebung aufeinander: 1. Die Thoraxextremitäten der rechten (*Th₁₋₃*) und der linken Seite (*Th₄₋₇*) des großen Keimes, 2. das Bauchmark (*Bm*) desselben, 3. die nicht eingezeichnete Spaltebene, 4. das Bauchmark des Zwergen (*bm*), dessen Nervenfasermassen (f) der Spaltebene zugewandt sind, 5. die Thoraxextremitäten der rechten (*Th₁₋₃*) und linken Seite (*Th₄₋₇*) des Zwergen. Der normalerweise auf der Dorsalseite des Keimes befindliche Dotter (D) lag an der jetzt von den Extremitäten des Zwergen eingenommenen Stelle. Die Richtung, in der regulär der Rückenschluß durch Auswachsen der seitlichen Partien der Keimanlage erfolgen muß, ist für den normalen Keim (d) und den großen Partner des Zwillinges (d) durch punktierte Pfeile, für den Zwerg durch ausgezogene Pfeile angegeben. Dadurch, daß der Zwerg infolge Platzmangels den Rückenschluß auch in Richtung der punktierten Pfeile vollziehen mußte, sind seine Extremitäten von seiner Rückendecke (r) eingeschlossen, und das Ganze ist von der Rückendecke des großen Keimes umgeben. Vergr. ca. 220 \times . *Abd.* erstes Abdominalsegment, *At* Antenne, *Au* Auge, *Bm* Bauchmark, *D* Dotter, *Epf* Enddarmpforte, *F* Fasermassen, *M. Mandibel*, *M. Ch* Muskelansatzchitin, *Md* Mitteldarm, *Mx₁₋₂* Maxillen, *O* Oberspiel, *Pr* Proktodaeum, *R* Rückendecke, *S* Stomodaeum, *Th₁₋₃* Thoraxextremitäten, *Sch. Ch* Scheitelchitin, *Schw. Ch* Schwanzkiemen. (SEIDEL 1929.)

größeren Partners die Oberhand über den Zwerg gewinnen und so seine Rückendecke, die im Sinne der ausgezogenen Pfeile (Abb. 3d) auszuwachsen bestrebt war, mit in die Richtung der punktierten Pfeile zwingen (Abb. 3e). Auf diese Weise wurden seine Extremitäten, die sämtlich verhanden sind, umschlossen und ins Innere des Keimes gebracht (Abb. 3e). — Auch durch Einschnürung des Eies entstanden Zwerge (Abb. 4), die allerdings in Anpassung an die Eikapsel einen relativ zu großen Querdurchmesser besitzen.

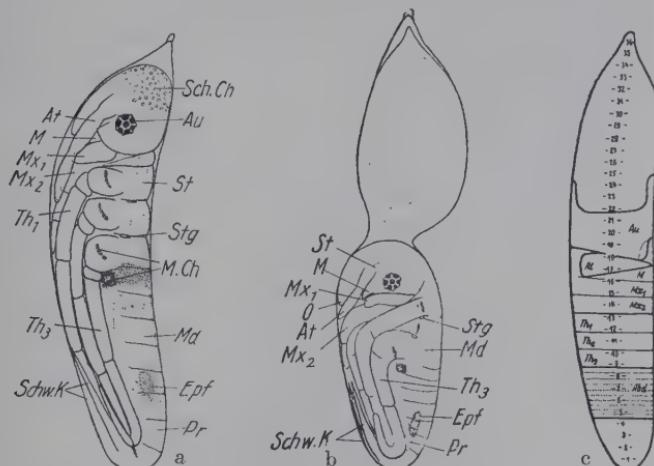


Abb. 4. *Platycnemis pennipes*. Normaler Embryo kurz vor dem Schlüpfen (a) und Zwerg-embryo etwa gleiches Alters (b), erzeugt durch Schnürung des Eies im Vierkernstadium. Schnur nach Ausdifferenzierung des Embryo gelöst. Vor der Schnürung ein kleiner Teil der Kopfkapsel, der sich nach ihrer Ausdifferenzierung durch die Schnur hindurchdrängte. c Ei im Blastodermstadium mit Angabe der praesumptiven Organbeziehungen nach Defektsetzungen mit ultraviolettem Licht des Strahlenstichapparates. Bezeichnungen wie Abb. 3, außerdem *Md* Mitteldarm, *Stg* Stigma. Vergr. ca. 50 x. (SEIDEL 1929, 1935.)

Zwillinge und Verdoppelungen von großer Schönheit an Orthopteren hat GERHARD KRAUSE durch Anstich des Keimes der Gewächshausheuschrecke mit spitzer Glasnadel erreichen können. Wurde das Chorion in der Nähe der Keimanlage durchstochen, dann riß das ausfließende Extraovat ein Stück der Keimanlage mit und spaltete oder teilte in günstigem Falle die an sich außerordentlich kleine Keimanlage. Entsprechend entstanden Doppelbildungen oder Zwillinge (Abb. 5a). Auch hier ergeben sich später beim Rückenschluß besondere Komplikationen, weil beide Zwillinge an den gleichen Dotter gebunden sind. Die Seiten-teile beider stoßen beim Auswachsen zusammen, so daß ein Querschnitt durch den Thorax das Bild der Abb. 5c zeigen muß: Die beiden Bauchmarksquerschnitte (*Ggl*) liegen auf einem Durchmesser

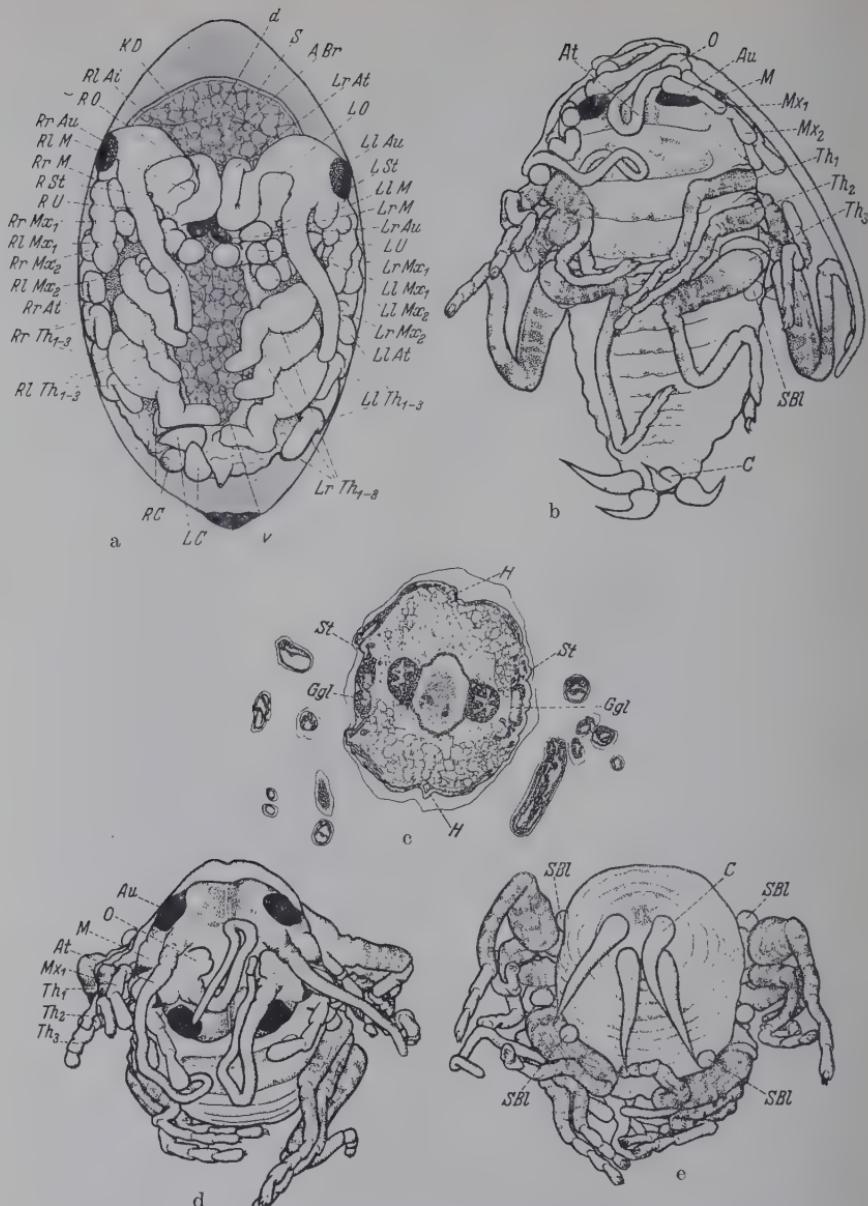


Abb. 5. *Tachycines asynamorus* (Orthoptera). Zwillingssbildung nach Anstich des Eies und Teilung der Keimanlage. a) Ventralansicht vor der Umwachung des Dotters. Den Organbezeichnungen des linken Partners ist L, denen des rechten R vorangestellt, denen einer linken Seite l, denen einer rechten r hinzugefügt. b) Zwilling nach dem Schlüpfen, von der gleichen Seite wie Abb. a. Die Partner haben sich bei der Umwachung des Dotters etwas voneinander entfernt, so daß der linke Zwilling seine Ventraleite im Bilde nach rechts, der rechte nach links gewandt hat. c) Aufsicht auf den Kopf, die vier Augen und vier Antennen. d) Aufsicht auf den Kopf, die vier Cerci. e) Querschnitt in der Orientierung der Abb. e. Der linke Partner im Bilde nach links gewandt, der rechte nach rechts. Die Bauchmarksquerschnitte (Ggl) auf einem Durchmesser einander gegenüber. Auf dem senkrecht dazu orientierten Durchmesser die beiden beim Zusammewachsen der Seitenteile entstandenen Herzen (H); Sekundäre Duplicitas cruciata. A. Br Amnionbrücke, At Antenne, Au Augen, C Cerci, d) dorsaler Kopfdotter, Ggl Ganglion, H Herz, KD Kopfddotter, M Mandibel, Mx₁ erste Maxille, O Oberlippe, S. Bl Seitenblase des ersten Abdominalsegments, Th₁ erste Thoraxextremität, U Unterlippe, v ursprüngliche Ventraleite des Eies, spätere Herzgegend. (KRAUSE 1934 und Original.)

einander gegenüber, dorsal von ihnen befinden sich die beiden Stomadeae kurz vor ihrer Einmündung in den Mitteldarm. Auf dem senkrecht dazu orientierten Durchmesser aber finden wir nahe der Körperoberfläche beide Herzen (*H*) quergeschnitten, deren jedes gemeinsam von beiden Zwillingen durch je eine der seitlichen Cardioblastengruppen gebildet wurde. Auf Abb. 5b ist die geschlüpfte Janusform des Zwillinges von den Ventralseiten, rechts des linken, links des rechten, dargestellt. Abb. 5d als Kopfansicht und Abb. 5e als Aboralansicht zeigen besonders schön die vier Augen und Cerci. — In besonderen Fällen der partiellen Aufteilung der Keimanlage können Duplicitates cruciatae vom SCHULTZESCHEN Typus entstehen, indem die von den zwei Vorderenden auswachsenden Hinterenden sich treffen und die rechte Seite des einen mit der linken Seite des anderen (und umgekehrt) zu je einem neuen Hinterende zusammentreten. Auch Zwerge wurden durch Entfernung von Eimaterial erzielt, sowie Mehrfachbildungen, die an Kompliziertheit solche von *Platycnemis* noch um ein Vielfaches übertreffen.

Von anderen Insektengruppen sind künstlich Doppelbildungen nicht erzeugt worden. Dagegen wurden durch CAPPE DE BAILLON (1927–1933) eine Anzahl verdoppelter Phasmiden-Embryonen und -Larven bekannt, die sämtlich, besonders bei Aktivitätsverminderung des Ovarium infolge Alters, Temperaturerniedrigung, Nahrungsangebot, vielleicht im Zusammenhang mit der Parthenogenese auftreten, und offenbar auf Eiverschmelzungen zurückgehen. Eine ganze Reihe symmetrischer Verschmelzungsprodukte führt mit allen Übergängen von vollständigen doppelköpfigen Embryonen bis zu fast normalgeformten. Daneben traten unsymmetrische Bildungen auf, speziell solche, bei denen die Partner eine gewisse Selbständigkeit in Form und Färbung der Organe bewahrt haben. Leider erwiesen sich die Verschmelzungsvorgänge bei diesem Naturexperiment als sehr komplex und machen es bisher noch unmöglich, für das einzelne vorliegende Entwicklungsergebnis die tatsächliche Ausgangssituation, Zeitpunkt und Art der Verschmelzung, genau festzustellen.

Wahre Zwerge, d. h. harmonische Verkleinerungen des gesamten Keimstreifs von begrenztem Ausmaß entstanden durch Schnürungen auch bei Hymenopteren, die MARTIN SCHNETTER am Bienenei durchführte. Das Ei besitzt ein differenziertes Keinhautblastem und doch kann sich nach Verlust von 21% der Eilänge ein vollkommener Zwerg hinter der Schnur ausbilden

(Abb. 21a). Lag die Schnur ein wenig weiter hinten, so blieb der Kopf im Verhältnis zum Ganzen zu klein.

Seit den ersten Isolierungsversuchen von HEGNER (1908) gelten die Eier der Coleopteren als Mosaikeier. Nach Anstich oder Brennung am Hinterende entwickeln sich aus Chrysomeliden-

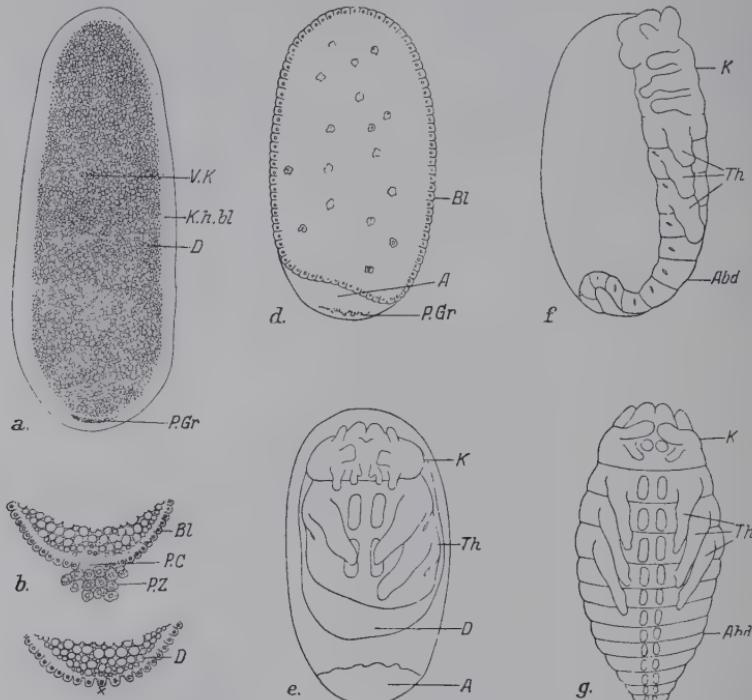


Abb. 6. *Calligrapha biggsiana* (Coleoptera). a Normales Ei, vier Stunden nach Eiablage im Längsschnitt. b Längsschnitt durch das Eihinterende im Blastodermstadium nach Aussonderung der Polzellen. c *Calligrapha lunata*. Kurz nach der Eiablage ist der Polgranula enthaltende Teil des Keimhautblastems durch Anstich entfernt. An der durch ein \times bezeichneten Stelle fehlen die Polzellen. d *Leptinotarsa decemlineata*. Zerstörung des Keimhautblastems durch Hinterpoltrennung unmittelbar nach Eiablage. Normaler Blastodermverschluß. Operationsergebnis: Entweder f, dem sonst normalen Keim fehlen am Hinterende die Geschlechtszellen, oder e auch größere Teile des Hinterendes. Die überlebenden Teile des Vorderendes etwas größer als die gleichalten normalen der Abb. g. A abgetöteter Teil, Abd Abdomen, Bl Blastoderm, D Dotter, K Kopf, K.H.bl. Keimhautblastem, P.C Polzellenkanal, P.Z Polzellen, Th Thorax, V.K Vorkerne. (HEGNER 1908, 1911).

eiern Embryonen ohne Geschlechtszellen, falls die Polgranula entfernt sind (Abb. 6a, c, d, f); sonst fehlen größere Teile des Abdomen (Abb. 6e). In geringem Maße mögen vielleicht auch Regulationen geschehen sein, da kaum anzunehmen ist, daß immer, wenn ganze Embryonen ohne Geschlechtszellen sich entwickeln, wirklich nur Polgranula entfernt waren. Ebenso erhielt HEGNER nach Anstich am Vorderende Ganzbildung, wie die Protokolle erkennen lassen. Die Verhältnisse wurden von ALICE EWEST am Mehlkäferei

nachgeprüft mit dem Erfolg, daß 26–35 Stunden nach der Eiablage ($22,5^{\circ}\text{C}$) bis zu 30 % der Eilänge, d. h. etwa die Hälfte des jungen Keimstreifs fortgenommen werden kann und dennoch der Restkeim zum Ganzen reguliert (Abb. 7). Trotzdem müssen wir für die Feststellung des Eitypus zunächst HEGNERS Ansicht auch für *Tenebrio* bestätigen, denn eine so starke Regulationsbefähigung besitzt die Keimanlage nicht von Anfang an. Durch keinerlei Ausschaltexperimente war es möglich, das junge, eben abgelegte Ei zu vergleichbaren Regulationsleistungen anzuregen, aus Gründen, die weiter unten erläutert werden müssen.

Während bei den letzten Gruppen sich noch Zwergebildungen erzielen ließen, sind sie bei Lepidopteren und Dipteren im Isolierungsexperiment nicht mehr entstanden. Werden bei den Eiern dieser Insekten unmittelbar nach der Ablage größere Teile durch Brennung entfernt, wie es REITH (1925) bei *Musca* (Abb. 8d) und HILDEGARD MASCHLANKA bei *Ephestia* (Abb. 22d) versuchten, so bilden die überlebenden Teile ganz entsprechend ihrer prospektiven Bedeutung

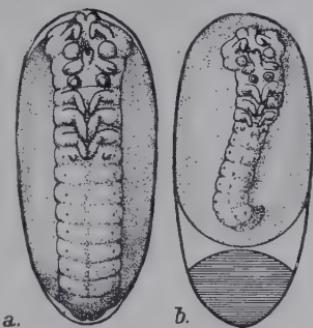


Abb. 7. *Tenebrio molitor* (Coleoptera). a Normaler Keimstreif, b Durch Brennung am Hinterende im Stadium der ausgestreckten Keimanlage entstandener ganzer Zwergekeimstreif. (EWEST, Original.)

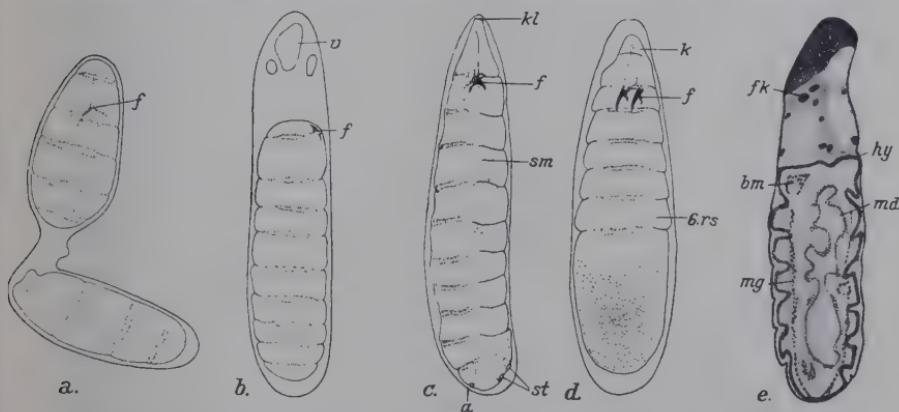


Abb. 8. Isolierungsversuche am Fliegenei. a-b *Calliphora erythrocephala*. a Ventralansicht eines während des 16-Kernstadiums in der Mitte geschnürten Eies. b Ei vorn geschnürt. Mosaikentwicklung. (PAULI 1927.) c-e *Musca domestica*. c Normaler Embryo, kurz vor dem Schlüpfen. Linke Seite ist Ventralseite. d Brennung am Hinterpol kurz nach Eiablage. Ventralansicht. Mosaikentwicklung. e Mediananschnitt durch ein am Vorderende gebranntes Ei. a After, bm Bauchmark, f Freßgestell, fk Furchungskerne, hy Hypodermis, kl Kopf, kl lappenförmige Kopffortsätze. 6.rs sechstes Rumpfsegment, sm Saugmagen, st Stigmata, v Vakuole. (REITH 1925.)

ihre Organe aus. Lediglich kleine Mehrleistungen wurden bei *Musca* im Epithelwachstum beobachtet, indem z. B. der Mitteldarm bei fehlender vorderer Anlage ganz von der hinteren aus vorwächst oder der Teilembryo sich gegen die Wunde durch ein Hypodermisepithel abschließt (Abb. 8e, *md*, *hy*). Kleine dorsale und seitliche Anstichdefekte hinterlassen im Keimhautblastem von *Drosophila* (HOWLAND und SONNENBLICK 1935) keine Schädigungen an der Larve oder Imago. Dagegen kommen nach Schnürungen in frühen Furchungsstadien von *Calliphora* in den Teileiern wiederum nur die herkunftsgemäß zu erwartenden Segmente zur Ausbildung (PAULI 1927, Abb. 8a). Selbst wenn durch die Schnürung nur kleine Regionen, etwa der Anteil für $2\frac{1}{2}$ Segmente fortfallen, entsteht ein Teilembryo hinter der Schnur (Abb. 8 b). Allerdings ist ein rein quantitativer Vergleich der Regulationsfähigkeit nur mit Vorsicht zu ziehen, denn bei den *Cyclorrhapha* wird vom 2. Segment aus der Larvenkopf mit den Imaginalscheiben für Augen und Antennen angelegt und dieses Segment entspricht dem ersten Thoraxsegment anderer Insektenkeime. Hier würde eine Regulationsleistung verlangt, wie sie selbst bei den Bieneneiern nicht verwirklicht ist, bei denen im Maximum höchstens die Vorderkopf- nebst Mandibel anlage abgeschnürt werden konnten, wenn noch ein ganzer Zwerg entstehen sollte. Durch kleine Schnürungen am Eihinterende ist die Regulationsbefähigung nicht geprüft worden. Auch in diesem Abschnitt erscheint ein Regulationserfolg fraglich, da sich dort die Anlagen für die Polzellen befinden.

Nach diesen Ergebnissen verbinden sich die experimentellen Befunde mit den morphologischen zu einer ganz einheitlichen Kennzeichnung der verschiedenen Eitypen. In dem einen Falle, dem der Odonaten und Orthopteren, fehlt ein festgeordnetes Keimhautblastem ganz oder fast ganz; die Entwicklung geht von einer zelligen Anlage der Furchungskerne aus und führt unter Bildung eines sehr weit bewegungsfähigen Kurzkeims zuerst zu allgemeinen Differenzierungen und zum Aufbau der Körpergrundgestalt. Bei diesen Formen regulieren bestimmte Teile zu neuen Ganzen. Die Hymenopteren und Coleopteren bilden den Übergang zu dem anderen Grenzfall der Lepidopteren und Dipteren. Diese entwickeln aus einem in bestimmter Richtungsorganisation festgefügten Keimhautblastem einen

Langkeim, dessen einzelne Zellgruppen nicht erst allgemeine Differenzierungen, sondern unmittelbar gesonderte Organe bilden. Im Zusammenhang damit sind die Regulationen sehr erschwert. Der erste Typus ist ein regulativer, der zweite ein nichtregulativer Eitypus.

Die Versuche würden nicht richtig gedeutet sein, wenn wir bei der Gegenüberstellung der Entwicklungstypen schlechthin von einer mehr oder weniger frühzeitig vollzogenen Determination sprechen und weiterhin folgern würden, der Unterschied zwischen beiden Typen betreffe allein die Determinationszeit in dem Sinne, daß bei dem nichtregulativen Typus die entscheidenden Determinationsschritte bereits vor der Eiablage eingesetzt hätten, die



Abb. 9. *Drosophila melanogaster* (Diptera). Totalbestrahlung mit ultraviolettem Licht im Stadium der Sonderung der Organsysteme. Unterdrückung des dritten Beinpaars ohne Narbenbildung und des linken zweiten Beines mit deutlicher Narbenbildung. Spaltung des rechten zweiten Beines von der Basis aus. Verdoppelung, wenn auch verkrümmte Beine. Erstes Beinpaar zeigt rechts leichte Verkrüppelung. Die Sensibilität gegen Ultraviolettbestrahlung schreitet mit der Entwicklungszeit vom thoracalen Differenzierungszentrum nach hinten fort. (GEIGY 1931.)

bei dem regulativen Typus erst später erfolgen, zumal allgemein die Entwicklung von einem nicht determinierten zu einem fest determinierten Zustand ständig fortschreite. Im Gegensatz dazu glauben wir gezeigt zu haben, daß der Entwicklungsweg des nicht regulativen Typus ein anderer ist als der des regulativen, daß bei beiden Typen eine unterschiedliche Anordnung der Estrukturen und eine unterschiedlich feste Bindung der einzelnen organbildenden Keimbezirke an bestimmte Eiregionen vorhanden ist. Soll insbesondere der Begriff »Determinationszustand« angewandt werden, so besagt er hier nur, daß relativ viele Teile des Systems relativ unbewegliche Strukturelemente darstellen, die im geprüften Stadium nicht imstande sind, sich entsprechend einem neuen Ganzen selbstständig umzuordnen.

Dagegen soll die Zuteilung eines Eies zu einem dieser Typen nichts aussagen über die Abfolge der Entwicklungsprozesse selber, etwa darüber, ob und wie lange die Bindungen aufrecht erhalten bleiben oder ob alle Teilsysteme diese Bindungen besitzen. Dies wird sehr eindringlich durch die oben schon kurz erwähnten Versuche von ALICE EWEST am Mehlkäfer und ebenso durch Experimente von GEIGY (1931) an *Drosophila* belegt: Bei schwachen ventralen Totalstrahlungen des Keimes im Stadium der Sonderung der Organsysteme können Verdoppelungen der Extremitäten (Abb. 9)

als Mehrleistungen der Zellgruppen auftreten, die den Imaginal-scheiben den Ursprung geben. Sie zeigen sich, begleitet von verschiedenen Defekten, als Zeichen einer vorübergehenden, im Sinne der Differenzierungsordnung vom Thorax nach hinten ablaufenden besonderen Strahlenempfindlichkeit.

Weiterhin können wir aus der Zugehörigkeit zu einem Typus nichts darüber erfahren, wie weit eine Determination der einzelnen Keimteile besteht in bezug auf ihre Fähigkeit oder Unfähigkeit, Reaktionen mit anderen Keimteilen einzugehen. Die Einteilung in Eitypen bezieht sich nur auf bestimmte Merkmale der Eistruktur, auf den Aufbau des Systems am Beginn der Entwicklung. Dies gilt auch für die bei anderen Tierstämmen aufgestellten Eitypen.

In diese Rahmenuntersuchungen sind jetzt Untersuchungen über die Reaktionsfolgen einzufügen, die vom ungefurchten Ei bis zu den oben beschriebenen allgemeinen Differenzierungen, bis zur Herausbildung der Körpergrundgestalt der Insekten führen. Es ist zu erwarten, daß diese Vorgänge bei den verschiedenen Insekten nur insofern Abwandlungen zeigen, als das Ausgangssystem dem Typus nach verschieden ist, sonst aber durchgehend nach den gleichen Grundprinzipien verlaufen, die im folgenden zu entwickeln sind.

Aus dem Libellenei, das zum regulativen Typus gehört, waren Zwerge entstanden, wenn durch eine Schnürung ein Teil des Eies und der praesumptiven Keimanlage von vornher fortgenommen war (Abb. 4). Wird diese Schnur zwar im gleichen Stadium (Abb. 10b), in dem die Furchungskerne sich gleichmäßig über das ganze Ei verteilt haben, aber an anderer Stelle, weiter hinten, um das Ei gelegt, so ist das Ergebnis ein ganz anderes: Weder vorn noch hinten entwickelt sich ein Zwerg, sondern herkunfts-gemäß bildet sich vor der Schnur ein mehr oder weniger vollständiger Kopf, hinter der Schnur Thorax und Abdomen aus (Abb. 11a). Nur die Art der Schnürung, nicht die Lage der Schnur soll hier zunächst interessieren. Diese Teilbildungen entstehen allein bei relativ lockerer Schnürung in beiden Eiteilen. Wird dagegen der Schnurknoten so fest angezogen, daß er jeglichen Stoffaustausch unterbindet, so entwickelt sich nur hinter der Schnur eine Keimanlage und ein entsprechender Teil des Embryo, während der vordere Eiteil keine Keimanlage ausdifferenziert. Er stirbt nicht ab, sondern vollendet seine Entwicklung nach Art

der typischen extraembryonalen Zellen (Abb. 11 b, c). Anstatt sich zur Keimanlage zusammenzuscharen und eine intensive Teilungstätigkeit aufzunehmen, bleiben die Blastodermzellen groß und einschichtig, erhalten einen großen Zellkern mit zentralem Nucleolus

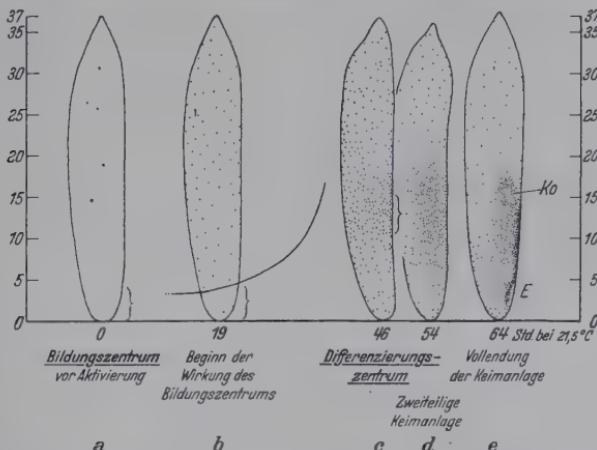


Abb. 10. *Platycnemis pennipes* (Odonata). Graphische Darstellung der Reaktionsfolge zur Entwicklung der Keimanlage. Ordinate: Eihänge in Teilstrichen (1 Teilstr. = 24 μ). Abszisse: Entwicklungzeit in Stunden (Temp. 21,5°C). a Vierkernstadium mit Angabe der Lage des praesumptiven Bildungszentrums, Klammer. b 256-Kernstadium, in dem nach der Einwanderung der Kerne ins Bildungszentrum die durch die Kurve versinnbildlichte Reaktion beginnt, durch welche schrittweise sich die Dotterstruktur ändert. c Zusammenscharung der Zellen zur Ausbildung der Keimanlage zuerst im Differenzierungs-zentrum, Klammer. Linke Eiseite. d Zweiteilige Keimanlage. Linke Seite. e Vervollständigte Keimanlage. Linke Eiseite. Vereinigung beider Hälften auf der flachen Eiseite. Ausbildung von Kopfklappen (Ko). E Einrollungsstelle zur Weiterentwicklung der Keimanlage im Innern des Dotters. (Vergr. ca. 40 \times .) (SEIDEL 1934.)

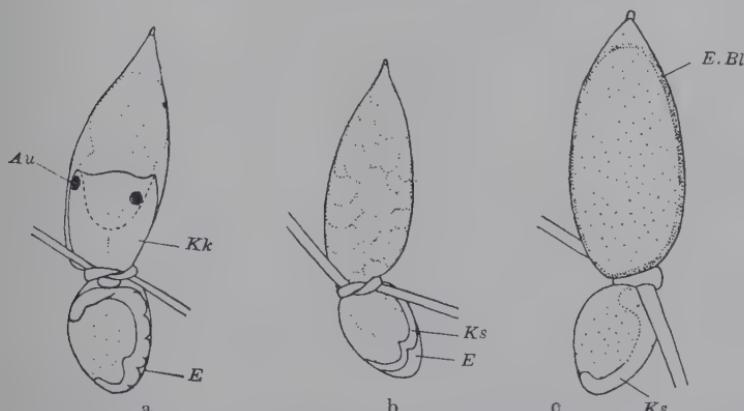


Abb. 11. *Platycnemis pennipes*. Ergebnisse von Schnürungen hinter der Eimitte in späten Furchungsstadien nach der Verteilung der Kerne über das ganze Ei (Abb. 10 b). a unvollkommene Durchschnürung vor dem Bildungszentrum, hinter der Eimitte. Entwicklung der Keimanlage vor und hinter der Schnur. Au Auge, E Einrollungsstelle des Keimstreifs, Kk Kopfkapsel, b Vollkommen Durchschnürung, Keimstreif (Ks) nur hinter der Schnur. Vor der Schnur Dotterfurchung. c Vollkommen Durchschnürung. Späteres, auf Abb. b folgendes Stadium. Bildung von extraembryonalem Blastoderm (E. Bl) vor der Schnur entsprechend normaler Entwicklung. Keimstreif (Ks) nur hinter der Schnur. Vgr. 55 \times (SEIDEL 1929.)

und nehmen sehr schwer Färbung an. Der Dotter führt innerhalb dieses Epithels die normalen Veränderungen durch, er wird feinerschollig (Abb. 11c) und undurchsichtig. Die Vitellophagen lösen ihn bis zu bestimmtem Grade auf. Durch die Fixierungsprobe konnte in allen diesen Fällen nachträglich genau festgestellt werden, wie fest der Knoten gewesen war: Im BOUINSCHEN Fixierungsmittel, für das sich das Chorion jüngerer Keime als undurchlässig erwiesen hatte, wurde der hintere Teil des geschnürten und entwickelten Eies angestochen und beobachtet, ob der vordere fixierte oder nicht. Aus der Geschwindigkeit, mit der die Gerinnung nach vorn vorschritt, ließ sich auf die Weite des Kanals unter der Schnur schließen. Da nur in den positiven Fällen dort eine Keimanlage differenziert war, während sie in den anderen, in denen dem Fixierungsmittel der Weg durch den Knoten verschlossen blieb, vor der Schnur fehlte, differenzierten sich offenbar die vorderen Eiteile abhängig von den hinteren. Irgendein stoffliches »Etwas« muß mitten durch das Ei hindurch, ohne den Weg über die geformten Dotter- oder Plasmateile zu nehmen, diese Differenzierung veranlassen.

Der Ort, an dem dieser Stoff zu Beginn der Entwicklung lokalisiert ist, und der Weg, den er nimmt, konnten durch weitere vollkommene Schnürungsversuche und durch Brennungsversuche mit dem Thermokauter genau festgelegt werden, indem systematisch zu den verschiedenen Entwicklungszeiten jedesmal verschiedene große Partien des Eihinterendes aus der Entwicklung des Ganzen ausgeschaltet wurden. Ganz geringe Brennungen oder Abschnürungen kleinster Eiteile (Abb. 12a, f) hinderten den Keim auch in früheren Blastodermstadien nicht, sich zu einem normalen Ganzen zu entwickeln (Abb. 12b). Aber schon nach Ausschaltung eines nur um ein geringes größeren Anteiles entwickelte sich die Keimanlage nicht mehr (Abb. 12c, g), Zusammenscharung und Zellvermehrung unterblieben (Abb. 12h), und es bildete sich nur extraembryonales Epithel (Abb. 12d, i, k). Wurde diese Operation wiederum in gleichem Ausmaß, aber etwas später durchgeführt, so vermochten die Blastodermzellen sich zur Keimanlage zusammenzuscharen und sich bis zum Embryo weiter zu entwickeln (Abb. 12e, l), während zur gleichen Zeit eine etwas größere Brennung, wie sie durch den Pfeil der Abb. 12 l angedeutet ist, diese Differenzierung noch unterbinden kann.

Die Bildung der Keimanlage ist demnach in dem 37 Teilstriche (1 Tlstr. = 24 μ) langen Ei von den Wirkungen einer

4 Teilstriche messenden Zone am Hinterende abhängig, die wir als Bildungszentrum der Keimlage bezeichnen. Wie Strahlstichversuche, bei denen am hinteren Eipol die Peripherie ringsherum abgetötet wurde, zeigen, ist das Zentrum nicht auf die

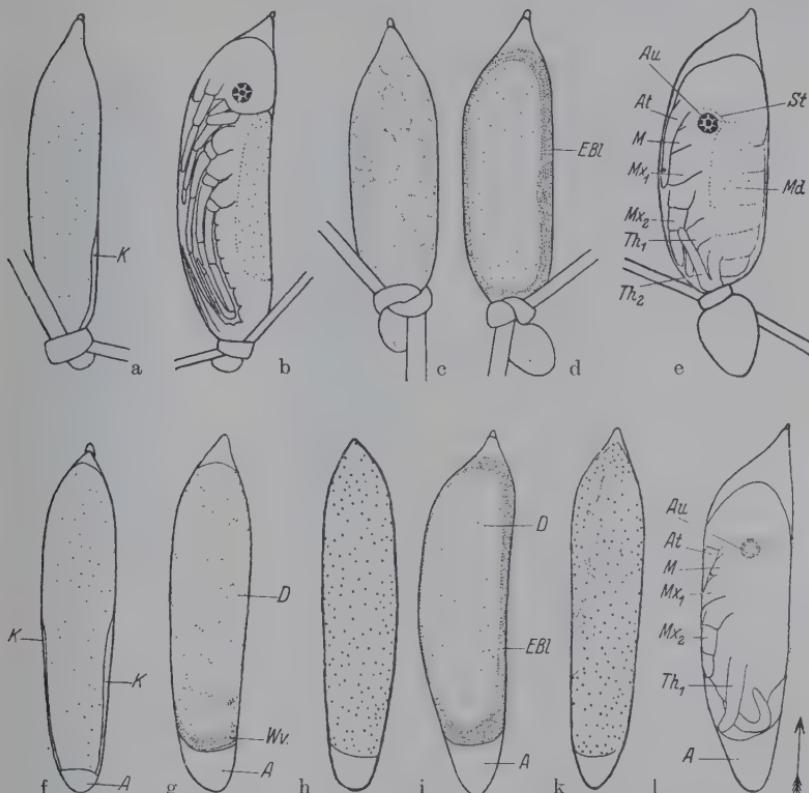


Abb. 12. *Platycnemis pennipes*. Nachweis des Bildungszentrums und seiner Wirkung durch Schnürungs- und Brennungsversuche am hinteren Ende. a Schnürung ganz in der Nähe des hinteren Eipols läßt die Keimanlage (K) ungehindert entstehen, und b zu einem normalen Embryo sich entwickeln. c Schnürung wenig weiter vorn (um mehr als vier Teilstriche vom Hinterende entfernt, vgl. Abb. 10) verhindert die Bildung der Keimanlage. Furchung des Dotters vor der Schnur normal und Entwicklung des Blastoderms in extraembryonaler Richtung. d Späteres Stadium: Extraembryональное Blastoderm (EBL). Dotter entsprechend regulärer Entwicklung feinschollig geworden. e Das gleiche Experiment in vorgeschrittenem Blastodermstadium angestellt, läßt wiederum die Keimanlage entstehen. Entwicklung eines Teilembryos.

f-l Entsprechende Brennversuche. f Entwicklung der Keimanlage bei geringer Brennung. g Größere Brennung. Dotterfurchung und Entwicklung extraembryonalen Epithels vor der Brennebene. h Oberflächenbild nach diesem Experiment. Verteilung der Kerne gleichmäßig. Die Zusammenscharung der Zellen im Sinne der Abb. 10c unterbleibt. i Weitere Entwicklung des extraembryonalen Blastoderms. k Kernverteilung während dieser Zeit (24 Tage nach dem Experiment). l Wirkung der gleichen Operation in etwas späterer Entwicklungszeit: Keimanlage und Teilbildung vor der Brennebene. Bei einer Brennlänge entsprechend dem Pfeil in diesem Stadium würde die Bildung der Keimanlage wiederum unterbleiben. Systematische Auswertung der dargestellten Ergebnisse läßt die Lage des Bildungszentrums entsprechend Abb. 10 erschließen und erkennen, daß die vorderen Eiteile nacheinander im Sinne der Kurve Abb. 10bc von seiner Wirkung unabhängig werden. A abgetöteter Teil. At Antenne. Au Auge. D Dotter. EBL extraembryональное Blastoderm. K Keimanlage. M Mandibel. Md Mitteldarm. Mx Maxille. Th Thoraxbein. Wv Wundverschluß. (Vergr. ca. 45×.) (SEIDEL 1926, 1929.)

Eioberfläche beschränkt. Während im frühen Blastodermstadium (Abb. 12b) nur 4 Teilstriche ausgeschaltet werden dürfen, wenn die Keimanlagendifferenzierung nicht verhindert werden soll, können mit fortschreitender Entwicklungszeit immer größere Eiteile fehlen, Teile, deren Größe zu den verschiedenen Zeiten die Kurve auf Abb. 10 wiedergibt. In wenigen glücklichen Fällen wurde in der Folge der Vorgang der Wirkung des Bildungszentrums, den die Kurve versinnbildlicht, unmittelbar als eine sehr langsam anhebende, dann mit größerer Geschwindigkeit von hinten nach vorn im Ei ablaufende Veränderung des Dottersystems beobachtet, wie sie Abb. 13 durch zwei im Abstand von zwölf Stunden gewonnene Aufnahmen des gleichen Eies an der fortschreitenden Aufhellung des Dotters veranschaulicht.

Die Wirkung des Bildungszentrums ist vor dem Beginn jeder sichtbaren Differenzierung des Blastoderms abgeschlossen. Da

sie andererseits erst beginnt, wenn die Eiperipherie mit Furchungskernen besetzt ist, kann man nach der Bedeutung der einzelnen Eikomponenten, speziell der Furchungskerne für diesen Vorgang fragen. In der normalen autonomen Furchung breiten sie sich nach jeder Teilung auf einen möglichst großen Eiraum aus, wobei im allgemeinen die einmal eingenommene Ordnung der Abb. 1a erhalten bleibt. Jeder Furchungskern besiedelt durch seine Nachkommen das Gebiet, in dem er sich befindet (Abb. 14a-d). Ab und zu, besonders wenn die Kerne nicht genau hintereinander angeordnet sind, kann es schon im normalen Furchungsprozeß zu Verschiebungen kommen, die darauf hin-

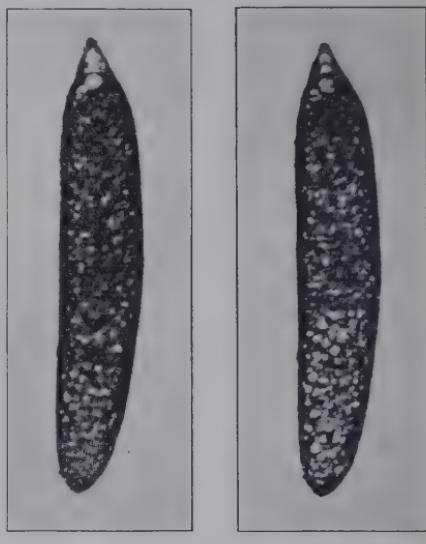


Abb. 13. *Platycnemis pennipes*. Strukturänderung des Dotters vom Hinterende des Eies aus innerhalb von 12 Stunden, Temp. 21,2°C, gleichlaufend mit der aus den Versuchen der Abb. 12 erschlossenen und in der Kurve Abb. 10 dargestellten Wirkung des Bildungszentrums: fortschreitende Aufhellung des Dotters bei Betrachtung in durchfallendem Licht. a) Aufnahme des gleichen Eies 12 Stunden später. Aufhellung auch vorn. Verschwinden der kleinen Dotterkugelchen. Vergr. ca. 65×.

(SEIDEL 1934.)

deuten, daß die Kerne nicht ungleiche Potenzen tragen. Experimentell wurde einer der beiden ersten Furchungskerne mit einem kleinen Feld des ZEISSSEN Strahlenstichapparates abgetötet und so über die Potenz der Kerne entschieden. Nach gelungener Abtötung z. B. des hinteren Kernes trachten die Nachkommen des vorderen einen möglichst großen Raum einzunehmen (Abb. 14e, f), sich nach ihrer Vermehrung auf 4 oder 8 (Abb. 14g) an der Defektstelle (*D*) vorbeizuschieben und diejenigen Eiteile zu besetzen, die sonst von dem hinteren der beiden Kerne besiedelt

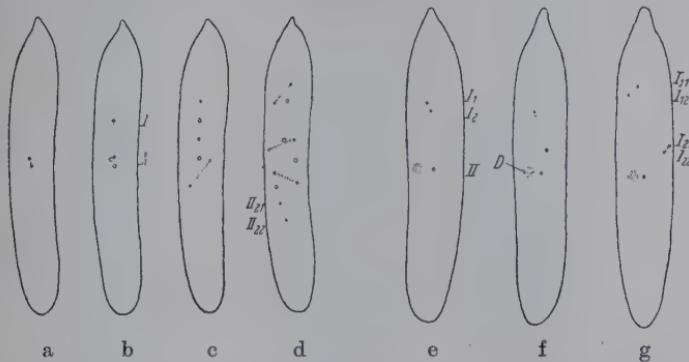


Abb. 14. *Platycnemis pennipes*. a-d Typischer Ablauf der ersten Furchungsteilungen. Durch kleine Kreise ist die Lage der Kerne aus der jeweils vorhergehenden Abbildung angegeben. I jeweils vorderer, II jeweils hinterer Kern. Jede folgende Generation ist entsprechend durch einen Index bezeichnet, a Beginnendes Zweikernstadium. b Zweikernstadium. c Vierkernstadium. d Achtkernstadium. e-g Furchungsverlauf nach Abtötung des hinteren Furchungskernes durch kleines Strahlenfeld ultravioletten Lichtes (*D*). e Teilung allein des vorderen Kernes 1 Stunde 40 Min. nach Operation. f Lage der Kerne eine halbe Stunde später (Temp. 22,2° C). g Dem normalen Achtkernstadium entsprechendes Teilungsstadium des vorderen Kernes. Beginn der Vorbewanderung am toten Kern. Vergr. 40×. (SEIDEL 1932.)

werden, vor allem die Region des Bildungszentrums. Dennoch war der entstehende Embryo normal. Der vordere Kern vermag den hinteren vollkommen zu vertreten. Kerne, die entsprechend dem Anlagenplan normalerweise vorderes Hüllepithel, Kopfkapsel einschließlich Oberlippe und Antennen bilden (Abb. 4c), geben jetzt für Kiefer, Thorax- und Abdominalsegmente das Baumaterial ab. Oft gelang es erst einem von 16 Kernen, an dem toten vorbeizukommen, ja durch Verengung der Brücke konnten die Kerne gezwungen werden, nicht vor dem 128-Kernstadium die ihnen ursprünglich zukommende Lage in der vorderen Eihälfte zu verlassen und die Rolle des hinteren Eikerns zu übernehmen, so daß durch diesen Versuch die Isopotenz der Kerne bis zu diesem Stadium als belegt gelten kann. Da zudem ein $\frac{1}{2}$ -Furchungskern an die Stelle des Eikerns zu treten vermag, müssen verschiedene Genera-

tionen den gleichen Potenzschatz besitzen, also erbgleich sein. Prinzipiell können alle Furchungskerne den verschiedenen Funktionen genügen, die bei der Bildung des Blastoderm in den einzelnen organbildenden Bezirken notwendig sind. Auch scheint die Wirkung des Bildungszentrums nicht an eine bestimmte Kernzahl gebunden zu sein, da nach Abtötung eines Kernes die Differenzierung der Keimanlage zur normalen Zeit, also — bei unverändertem Furchungsrhythmus — mit weniger Kernen beginnen kann. Als entscheidend für den Differenzierungsbeginn wurde aber der Zeitpunkt befunden, an dem die Furchungskerne das Bildungszentrum erreichen. Und diese Erkenntnis führte zur Prüfung der Bedeutung der Furchungskerne für die Auslösung der Wirkung des Bildungszentrums mit anderen Methoden.

Die Versuchsanordnung schloß sich an diejenige des Grundversuchs an (Abb. 11), nur mit dem Unterschied, daß er zu einer früheren Zeit (Abb. 10a) angestellt wurde, in der sich durch die Schnur die Kernversorgung der Region des Bildungszentrums noch unterbinden ließ. Um aber am Versuchsergebnis beobachten zu können, ob das Bildungszentrum unversehrt seine Wirkung entfalten kann oder nicht, durfte der Schnurknoten nur soweit zugezogen werden, daß einerseits ein Kern gerade nicht mehr passieren konnte, andererseits der Wirkung des Bildungszentrums kein Hindernis entgegenstand. Abb. 15a zeigt die Furchungskerne ausgebreitet und durch die Schnur gehemmt, Abb. 15b das eindeutige Ergebnis: Dotterfurchung ohne Bildung einer Keimanlage. Aus Abb. 15c läßt sich durch die nachträglich angewandte Fixierungsprobe erkennen, daß unter dem Schurknoten ein Kanal für den Stoff des Bildungszentrums offengeblieben war. Nahezu bis zur Mitte des vorderen Eiraums ist das Fixierungsmittel vorgedrungen und hat den Dotter opak und undurchsichtig gemacht. Es ist dies einer der seltenen Fälle, in denen ein Versuch zu hundert Prozent eindeutig ausfällt. Das ganz klare Ergebnis läßt die Deutung zu: Das Ei enthält zu Beginn der Entwicklung verschiedenartige Substanzen, von denen die eine in den Furchungskernen mit ihrem Hofplasma, die andere in der Region des Bildungszentrums lokalisiert ist. Durch eine Reaktion, die die Abkömmlinge des befruchteten Eikerns in der Region des Bildungszentrums vollziehen, wird seine Wirkung ausgelöst und durch sie schrittweise das Substrat der im vorderen Eibezirk vorhandenen Blasto-

dermzellen verändert. Ohne diese stoffliche Änderung findet keine embryonale Weiterentwicklung statt.

Unmittelbar darauf scharen sich, zuerst im Differenzierungszentrum, die gleichmäßig verteilten Blastodermzellen zusammen, um die Keimanlage zu bilden (Abb. 10c-e). Daß auch dieser Prozeß kausal von einem eigenen Zentrum abhängig ist, zeigen wiederum Schnürungsversuche. Wir setzen damit zugleich eine

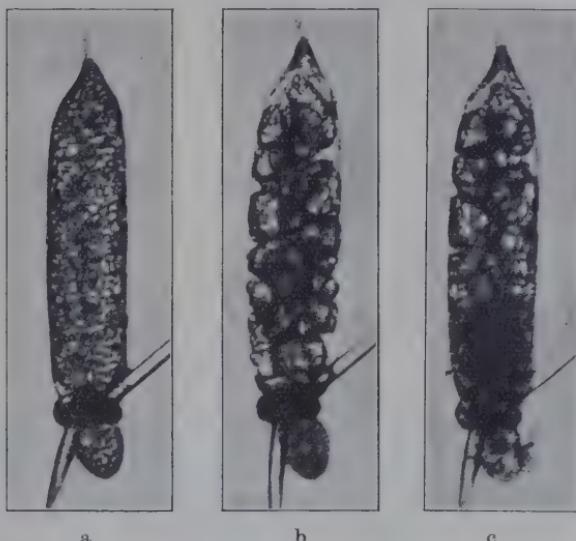


Abb. 15. *Platycnemis pennipes*. Prüfung des Anteils der Furchungskerne an der Wirkung des Bildungszentrums durch unvollkommene Schnürung zwischen den Furchungskernen und dem Bildungszentrum. a Übergang vom 128- zum 256-Kernstadium. Die Furchungskerne machen bei ihrer Wanderung an die Oberfläche vor der Schnur halt. b Infolgedessen fehlt die Keimanlage. Nur Durchführung der Dotterfurchung. c Fixierungsprobe am gleichen Keim: 7 Minuten nach dem Anstich hinter der Schnur in BOUINS Gemisch sind zwei Fünftel des vorderen Eiraums durch die Schnur hindurch fixiert und undurchsichtig geworden. Trotz Kommunikation beider Eiteile fehlt die Keimanlage infolge Verhinderung der Kernversorgung des präsumptiven Bildungszentrums. (Vergr. ca. 65 \times .) (SEIDEL 1932.)

Betrachtung des Grundversuchs Abb. 11a (S. 307) fort, indem wir jetzt auch die Lage der Schnur berücksichtigen. Eine Teilbildung in beiden durch die Schnur getrennten Eiteilen entsteht bei unvollkommener Schnürung nur innerhalb bestimmter Grenzen. Wird die Schnur im Bereich des Differenzierungszentrums (Abb. 10c, in Höhe der zu 10c hinzugefügten Klammer, Abb. 16b) angelegt, entwickelt sich die Keimanlage (wie in Abb. 11a) zu beiden Seiten der Schnur. Schneidet sie jedoch vor oder hinter dem Differenzierungszentrum ein, so bildet allein der Teil die Keimlage aus, der das Differenzierungszentrum enthält (Abb. 16a, c). Die Wir-

kung des Bildungszentrums ist nur mittelbare Voraussetzung zur Entstehung einer Keimanlage. Das Differenzierungszentrum dagegen ist unmittelbar in die dahin führende Ursachenkette eingeschaltet. Anders als die vom Bildungszentrum ausgehende Wirkung, die sich nur durch vollkommene Schnürung aufhalten ließ, vermögen bereits unvollkommen angezogene Schnüre die des Differenzierungszentrums zu hemmen.

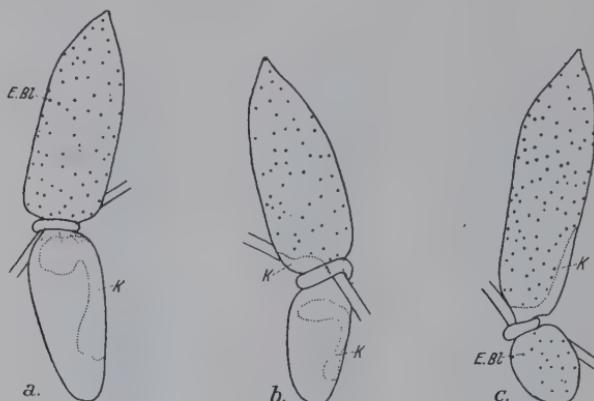


Abb. 16. *Platycnemis pennipes*. Entwicklungsergebnis unvollkommener Schnürungen im Blastodermstadium zum Nachweis der kausalen Bedeutung des Differenzierungszentrums. Dem Wirkungsfeld des Bildungszentrums ist durch den nicht ganz geschlossenen Schnurknoten keine Schranke gesetzt, a Schnürung unmittelbar vor dem Differenzierungszentrum. Keimanlage nur hinter der Schnur (K). Vor der Schnur extraembryonale Blastodermzellen (E.BI). b Schnürung im Bereich des Differenzierungszentrums: Keimanlage zu beiden Seiten der Schnur. c Schnürung hinter dem Differenzierungszentrum: Keimanlage nur vor der Schnur. Hinter der Schnur extraembryonale Blastodermzellen (E.BI) (Vergr. 50 ×.) (SEIDEL 1934.)

Erst nach vielen Umwegen konnten wir erfahren, auf welche Weise unvollkommene Schnürungen die Differenzierungswirkung abschirmen können und worauf die Wirkung des Differenzierungszentrums beruht. Da der Grad der Festigkeit des Schnurknotens von ausschlaggebender Bedeutung für das Entwicklungsergebnis ist, insofern als die Schnur mindestens soweit einschneiden muß, daß die Knotenaußenfläche unter die Eioberfläche versenkt ist, wenn eine wirksame Schranke hergestellt werden soll, könnte man daran denken, daß in solchen Fällen das Blastoderm durchtrennt wäre. Doch tritt die Schirmwirkung auf, auch wenn keiner der Eibestandteile, weder das Blastoderm noch der Dotter noch das Netzplasma vollständig durchschnürt wird. Die Wirkung des Differenzierungszentrums beruht demnach nicht auf der Übertragung eines Stoffes in andere Eipartien.

So mußte weiter untersucht werden, an welchen Eibestandteil die Wirkung überhaupt gebunden ist.

Abtötung der Blastodermzellen im ganzen Bereich des Zentrums auf der Eioberfläche sollte die Entscheidung darüber bringen, ob die Blastodermzellen das Wirkungssubstrat darstellen (Abb. 17a). Diese Ringbrennung wurde ohne oder unter nur minimaler Schädigung des Dotters durchgeführt. Nach dem Experiment wanderten die angrenzenden Zellen in den Wundbezirk ein und

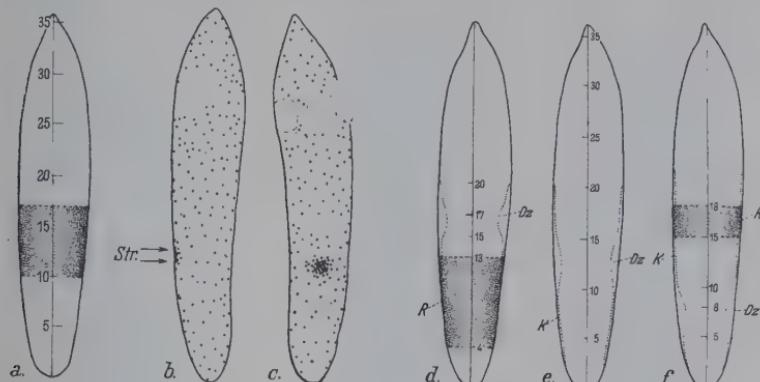


Abb. 17. *Platycnemis pennipes*. Versuche zur Frage nach der Wirkungsweise des Differenzierungszentrums. a Ringbestrahlung am 512-Kernstadium mit ultraviolettem Licht im Bereich des Differenzierungszentrums. Maßstab entsprechend Abb. 10. Ergebnis ein normaler Embryo. b, c Unmittelbare Wirkung einer eng begrenzten Bestrahlung im späten Blastodermstadium: Zusammenscharung der Kerne im Strahlenfeld (Str), im Bereich dessen sich das Dottersystem eindeutig vom Chorion abhebt. b Kernverteilung in Seitenansicht, c in Aufsicht auf das Strahlenfeld. d-e Wirkung einer vorübergehenden Verkleinerung des Dottersystems durch Ringbestrahlung von etwas stärkerer Dosis als der auf Abb. a dargestellten (R). Die Hemmung des Dotters an der Bestrahlungsstelle ist von einer dem Ganzen etwa harmonisch angepaßten Verschiebung des morphologisch sichtbaren Differenzierungszentrums (D.Z.) begleitet. Die Ziffern geben den Teilstrichmaßstab entsprechend der Abb. 10 an. d Ringbestrahlung hinten (Teilstr. 4-13): Verschiebung des Differenzierungszentrums nach vorn. e Normale Lage des Differenzierungszentrums bei Teilstrich 12,7. f Ringbestrahlung vorn (Teilstr. 15-18): Verschiebung des Differenzierungszentrums nach hinten. K Keimanlage. (SEIDEL 1934.)

verschlossen die Wunde. Sie zeigten sich bei dieser Selbsttransplantation noch in diesem Stadium mindestens multipotent. Die Differenzierung schritt ohne die ursprünglich dem Differenzierungszentrum angehörigen Blastodermzellen fort, und es entstand ein vollständig normaler Embryo. So werden die Zellbewegungen, die zur Entstehung der Keimanlage führen, nicht vom Blastoderm selbst aus eingeleitet.

Nach diesen Versuchen blieb nur die Möglichkeit, das System von Netzplasma und Dotter als Urheber der Zellbewegung anzusehen. Dieses »Dottersystem« zeigte bereits bei der Ausschaltung des Bildungszentrums eine gewisse Selbstständigkeit, indem es auch ohne Keimanlage die normalen physio-

logischen Veränderungen des Dotters und der Struktur der extra-embryonalen Kerne erkennen ließ. Ferner reagiert es auf äußere Reize hin immer als einheitliches System: Bei Annäherung einer heißen Nadel wird nicht nur etwa der betroffene Teil wie ein indifferentes Nährmaterial verbrannt, sondern jedesmal gleitet vom Reizort aus vorübergehend eine kurze Zuckung über den ganzen Dotter hin. Bei jeder Bestrahlung mit ultraviolettem Licht kon-

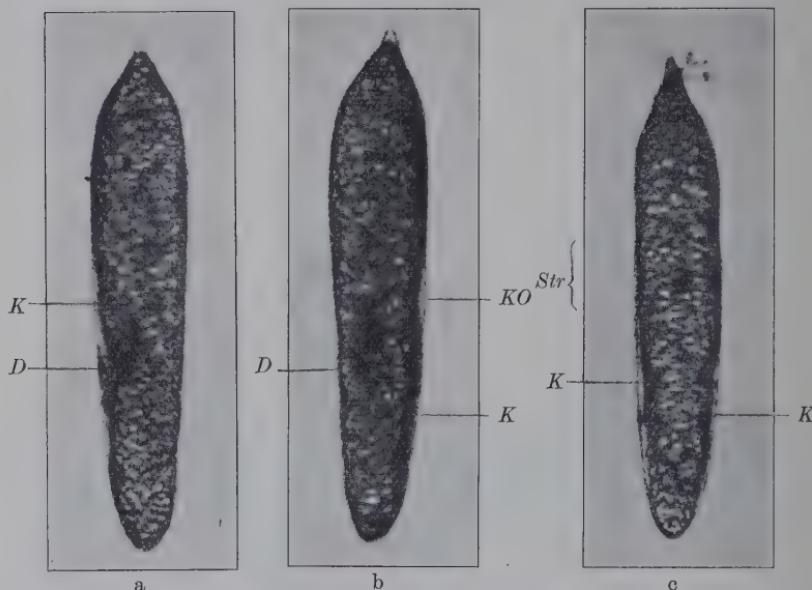


Abb. 18. *Platycnemis pennipes*. Formänderung des Dottersystems bei Defektsetzung durch den Thermokauter und Bestrahlung mit ultraviolettem Licht. a Nach seitlichem Brennfehler im Blastodermstadium (D) abgeänderte Keimanlage (K) gegenüber der im b dargestellten normalen Seite. b Der Keim der Abb. a im Urzigersinn um die Längsachse gedreht, bis der Defekt (D) in Aufsicht erscheint. Seitenansicht der normalen Keimanlage (K) mit Kopflappen (Ko). c Verlängerung der linken Keimanlage nach Bestrahlung des Dottersystems mit ultraviolettem Licht in der vorderen Eiregion. Str Strahlenfeld. Rechts normale Keimanlagenhälfte. Vergr. 65 x. (SEIDEL 1934.)

trahiert sich der Dotter an der betroffenen Stelle. Sind einmal durch derartige äußere Reize irreversible Formänderungen erreicht, ist etwa an einer Stelle der Dotter nach einer Brennung ein wenig vom Chorion abgehoben, so füllt sich der entstandene Raum durch einwandernde Blastodermzellen aus, und die normale Form der Keimanlage, die ja ebenfalls eine Ansammlung von Blastodermzellen ist und die in der Abb. 18b als heller durchsichtiger Streif an der Eiseite erscheint, ändert sich entsprechend (Abb. 18a). Durch eine dem vorderen Eipol genäherte einseitige Bestrahlung mit ultraviolettem Licht konnte die linke Keim-

anlage (Abb. 18c, *K*) gegenüber der normalen rechten verlängert werden, indem die Blastodermzellen die durch die Bestrahlung entstandene Dotterdelle ausfüllten und von hier aus nicht die normale Wanderung nach hinten durchführen konnten. Nicht nur die Gestalt, sondern auch Ort und Zeit des Entwicklungsbeginns ließ sich auf diese Weise abändern. Wird ein Keim, wie der auf Abb. 17b, c dargestellte, auf kleinem scharf umgrenzten Feld mehrere Stunden, bevor er eine Keimanlage gebildet hätte, bestrahlt, und eine Delle im Dotter erzeugt (Abb. 17b, Seitenansicht), so strömen die Blastodermzellen von allen Seiten auf diese Stelle zu, die umliegenden Gebiete vollkommen entblößend, und sammeln sich hier an (Abb. 17c, Aufsicht auf das Strahlenfeld). Räumlich außerhalb des normalen Differenzierungszentrums, wie zeitlich vor dem normalen Differenzierungsbeginn kann demnach durch eine künstlich ausgelöste Dotterkontraktion ein Zentrum zur Ansammlung von Blastodermzellen erzeugt werden. Die Stärke einer solchen Ansammlung wird vom Abstand Chorion-Dotter bestimmt. Eine abgeänderte Form der Keimanlage kann sich mindestens bis zu ihrer Einrollung in den Dotter erhalten.

Nach diesen Versuchen ergibt sich als Erklärung für den normalen vom Differenzierungszentrum ausgehenden Differenzierungsvorgang der Keimanlage die folgende: Das Dottersystem ist der Prägungsstock für die Keimanlage. In der Art, wie es sich vom Chorion abhebt und einen Raum zwischen sich und Chorion freigibt, sammeln sich die Zellen zu Gruppen an. Indem der Dotter sich zuerst an einem bestimmten Punkt, dem Differenzierungszentrum, kontrahiert und von dort nach vorn und hinten diese Kontraktion in einer Welle fortsetzt, scharen sich die Blastodermzellen zuerst im Differenzierungszentrum und dann schrittweise in den vorn und hinten anschließenden Gebieten zur Keimanlage zusammen.

Auf diese Weise kann das Differenzierungszentrum Mittelpunkt eines Wirkungsfeldes sein, ohne daß ein Stoff Träger dieser Wirkung ist. Vom Bildungszentrum aus wird eine Strukturänderung des Dottersystems veranlaßt, die sich an verschiedenen Anzeichen, vor allem einer zunehmenden Elastizität und abnehmenden Empfindlichkeit des Dotters äußeren Einflüssen gegenüber sowie einer Verminderung der kleinen Dotterteilchen

zugunsten der größeren zu erkennen gibt. In diesem Zustand kann die Kontraktionswelle im Differenzierungszentrum anheben.

Erst nach diesen Erkenntnissen lassen sich die Ergebnisse der unvollkommenen Schnürungsversuche der Abb. 16 voll verstehen. Eine Schnur kann, auch wenn sie Blastoderm und Dotter nicht durchtrennt, die Differenzierung der Keimanlage aufhalten, weil sie dem Dottersystem seine Bewegungsfreiheit nimmt. Nur bei ganz lockeren Schnürungen setzt der Dotter einmal eingeleitete Kontraktionsbewegungen über die Schnur hinaus fort.

Der physiologisch als Differenzierungszentrum durch die Schnürversuche abgegrenzte Teil des Dottersystems muß durch bestimmte Struktur oder bestimmte Faktoren vor den anderen Teilen ausgezeichnet sein, da ohne seinen Anteil selbständig keine Dotterkontraktion zustande kommt. Während sein Bereich normalerweise mit dem morphologisch feststellbaren Ort des Beginns der sichtbaren Differenzierung zusammenfällt (Abb. 10c), wurde es im Experiment möglich, das physiologische und das morphologische Differenzierungszentrum zu trennen. Das letztere verschiebt sich automatisch bei einer Veränderung der äußeren Grenzen des Eiraums. Wird z. B., wie im Versuch der Abb. 17d, der Dotter durch eine oberflächliche Ringbestrahlung mit ultraviolettem Licht (*R*) an seiner Bewegungsfähigkeit gehindert, also das Eisystem auf die Strecke vom vorderen Eipol bis zum Teilstrich 13 verkleinert, so beginnt die Differenzierung nicht in der vorbestimmten Region, sondern weiter vorn als im normalen Ei der Abb. 17e, etwa zwischen dem Teilstrich 15 und 17 (Abb. 17d). In einem hinteren isolierten Stück dagegen, das etwa vom hinteren Eipol bis zum Teilstrich 15 sich erstreckt, rückt das Differenzierungszentrum entsprechend weiter nach hinten zum Teilstrich 8 (Abb. 17f), so daß es relativ zum Ganzen etwa die gleiche Lage wie im normalen Ei der Abb. 17e erhält.

Diese harmonische Verschiebung des Differenzierungszentrums im veränderten Ganzen gibt einen Einblick in den äußerst verwickelten Aufbau des Dottersystems. Die Kontraktion wird bedingt durch das fest lokalisierte physiologische Differenzierungszentrum. Aber sie wirkt sich so aus, daß der Anfang der Kontraktionswelle, das morphologische Differenzierungszentrum, nicht an einem Ende, sondern mehr inmitten des Systems liegt. Der elastische Bau des Systems, das den Höhepunkt des Gefälles seiner dynamischen Tendenzen entsprechend den Grenzen eines neuen Ganzen verschieben kann, bildet die Voraussetzung

für die Regulationsmöglichkeiten. Denn da das morphologische Differenzierungszentrum der Region des praesumptiven Thoraxgebietes entspricht, muß die Regulation des verkleinerten Eisystems der Abb. 17f davon abhängen, ob sich das Differenzierungszentrum so verlagern kann, daß Platz für den Kopf des Individuums bleibt. So war im Einklang damit, daß das Dottersystem nur bei Anwesenheit der Region des unverschiebbaren physiologischen Differenzierungszentrums funktionsfähig ist, bisher bei *Platynemis* eine Zwergbildung, die weniger als 18 Teilstriche des Eiraums einnimmt, durch Schnürung nicht zu erreichen (Abb. 4).

Falls die nötigen Zentren und Reaktionssysteme erhalten bleiben, kann das Zellmaterial noch im Blastodermstadium sehr weitgehend verändert werden. Im gleichen Stadium (Abb. 10b), in dem eine Schnürung oder Brennung eine Teilbildung ergibt (vom Aussehen der Abb. 12e, I), läßt sich auf der Oberfläche des Dottersystems, sowohl in der Längsrichtung wie im Querschnitt, jeweils sogar eine ganze Hälfte des Zellmaterials abtöten und doch die Entwicklung eines Ganzen erzielen, da bei dieser Operation Bildungszentrum und Differenzierungszentrum voll funktionsfähig bleiben. Nur das Material ist verändert, das ihnen vorgelegt wird. Sie führen mit verringertem statt mit ganzem Material die Formbildungen durch. Auf späteren Stadien sind durch Fortnahme von einzelnen Blastodermteilen zwischen den praesumptiven Extremitäten Verschmelzungen dieser Organe möglich. Gerade ein Vergleich der Schnürungsergebnisse aus den Abb. 11a und 12e mit diesen eben geschilderten Strahlentstichversuchen offenbart besonders eindrucksvoll die Kompliziertheit des Entwicklungsprozesses, der wir nicht durch eine Beschreibung des Determinationszustandes nach bestimmten schematisch für alle Tiergruppen anwendbaren Operationsmethoden gerecht werden können, sondern nur durch eine wirkliche Kenntnis der Systemstruktur und der Reaktionsfähigkeit der einzelnen Teile in den verschiedenen Stadien. —

Rückschauend können wir uns über die Entwicklung der Körpergrundgestalt der Odonaten folgende allgemeinen Vorstellungen bilden: In der herausgehobenen Reaktionsfolge sind drei Elemente offenbar verschiedener plasmatischer Struktur von besonderer Bedeutung: Das Plasma der Furchungskerne, das praesumptive Bildungszentrum und das Dottersystem mit dem praesumptiven Differenzierungszentrum. Diese Teile sind im Ei gesondert entwickelt. Durch einen ersten Bewegungsvorgang, eingeleitet durch

die Furchungsteilungen und die Ausbreitung der Furchungskerne, gelangt ein Abkömmling des Eikernplasmas zum praesumptiven Bildungszentrum und vollzieht dort mit diesem eine Reaktion, durch welche wieder ein Bewegungsvorgang, in diesem Falle ein Diffusionsvorgang, ausgelöst wird. Er führt vom hinteren Eipol aus fortschreitend zu aufeinanderfolgenden Reaktionen im Dotter-system, die gleichlaufend eine Veränderung der Struktur bewirken, so daß wieder ein Bewegungsvorgang ausgelöst werden kann: Die vom physiologischen Differenzierungszentrum aus bewirkte und im morphologischen Differenzierungszentrum zuerst sichtbare Kontraktionswelle des Dotters, die die Zusammenscharung der Blastodermzellen zur Keimanlage nach sich zieht. Das Ei-system läßt sich als »dynamisches System mit wechselseitig verzahnten Reaktionsfolgen mehr oder weniger abgrenzbarer, strukturell und stofflich ausgezeichneter Zentren« beschreiben. Immer wechseln in der Entwicklung Bewegungsvorgänge und stoffliche Reaktionen miteinander ab. Da die Bewegungsvorgänge mehr oder weniger große Freiheiten besitzen und gleichzeitig durch das übergeordnete Ganze gesteuert werden, machen sie in größerem oder kleinerem Maße Regulationen möglich, solange sie selbst unangetastet bleiben. Die Bewegungsprozesse führen die Entwicklung fort, indem sie jeweilig die einzelnen Zentren miteinander zur Reaktion gelangen lassen und damit wieder zur Entstehung von neuen Zentren, neuen Strukturen und Stoffen und weiterführenden Reaktionen den Anlaß geben.

Für die Eier vom nichtregulativen Typus ist jetzt zu untersuchen, wieweit die andersartige Ausgangssituation sich auf den Fortgang der Entwicklung auswirkt. Es ist zu prüfen, welchen Anteil das Keimhautblastem am Differenzierungs-geschehen hat und weiterhin klarzulegen, ob zwischen den Strukturelementen ähnliche Beziehungen wie die eben abgeleiteten bestehen. Zuerst betrachten wir die Eier der Hymenopteren.

Das Keimhautblastem zeigt mehr oder weniger unterscheidbare Regionen, die oft erst nach der Besamung des Eies sich voneinander abheben. Besonders gut läßt sich dieser Vorgang der Differenzierung des Keimhautblastems am *Camponotus*-Ei studieren, bei dem sich noch im Vorkernstadium (0–2 Std. nach Eiablage bei 19° C) aus einem nahezu gleichförmigen, nur

ventral etwas verstärkten Keimhautblastem während der ersten Kernteilung durch Zustrom von Plasma aus dem Eiinnern zuerst hinten, dann weiter vorn fünf verschiedene Plasmazonen herausdifferenzieren. In der vorderen Hälfte erkennt man an der ventralen Verdickung (Abb. 19b *ka*, c *K*) das embryonale Blastem, das vorn und hinten von einem dünnen extraembryonalen (später *v.ex.bl*, *h.ex.bl*) begrenzt ist und denen sich weiter hinten die auch die Dorsalseite bedeckende Gürtelzone vielkerniger Riesenzellen, das sog. Blastodermsyncytium (später *bs*), das später eine Zeitlang die Symbionten aufnimmt, und schließlich die Region des Symbiontenlagers, von dem aus die Symbionten in den Mitteldarm gelangen (später *ba*), anschließen. Für das embryonale Blastem sind allerdings besondere innere Differenzierungen bisher nicht bekannt geworden. Während das vordere und hintere extraembryonale Blastem sich zu vacuoligen und dotterreichen Zellen umbilden, denen später offenbar Ernährungsfunktion zukommt, wächst das embryonale Blastem zwischen diesem und dem Dotter ein und verlängert sich nach vorn und hinten (Abb. 19d, k).

REITH (1931) versuchte durch Ausschaltversuche mit dem Thermokauter die Bildung dieser Differenzierungen aufzuklären. Danach unterbleibt eine geordnete Sonderung der Zonen, wenn der Eihinterpol in einem ersten Teil der Phase des undifferenzierten Blastems abgetötet wird (Abb. 19f). Bei Operationen in einem zweiten Teil dieser Phase läuft die Differenzierung in gewissem Grade ungestört weiter (Abb. 19g), aber der Keimstreif kann von seinem normalen Entstehungsort fortgeschoben sein, während bei Eingriffen nach der Differenzierungsphase des Blastems weder die Anordnung noch die Differenzierungsart der verschiedenen Zonen beeinflußbar ist (Abb. 19h). Das Alter des Keimes beurteilt REITH nach dem Zustand des Polkörpers am hinteren Ende des Eies, der in der ersten Phase kompakt, in der zweiten aufgelockert, in der dritten abgeplattet erscheint.

REITH spricht vom Eihinterende als einem Determinationszentrum, besonders mit Rücksicht auf die Tatsache, daß er bei Operationen in späteren Stadien weder eine Auflösung noch eine Verschiebung der Keimanlage fand, außerdem bei Brennungen im Bereich der Keimanlage eine Abrundung des lebenden Blastems im Sinne der Abb. 19e zu einem geschlossenen Verband nicht mehr beobachtete. Leider ist nicht festzustellen, ob dieser Verband sich zu einem Ganzen differenziert. Ebenso fehlen die Zwischenstadien der Untersuchung, so daß man im unklaren bleibt, ob der Einfluß des genannten Zentrums sich auf

das Keimhautblastem oder auf die Kerne bezieht. Denn diese sind auf Abb. 19f nach Ausschaltung des Zentrums zwar nicht geordnet, aber doch differenziert.

Wenn wir danach die Funktion der Zone am hinteren Eipol (mit allem Vorbehalt) positiv zu bestimmen versuchen, dürfen wir vielleicht annehmen, daß sie das Keimhautblastem befähigt, die Furchungskerne ordnungsgemäß einzugliedern, und würden so eine Beziehung zu ähnlichen später zu schildernden Experimenten an Coleopteren herstellen.

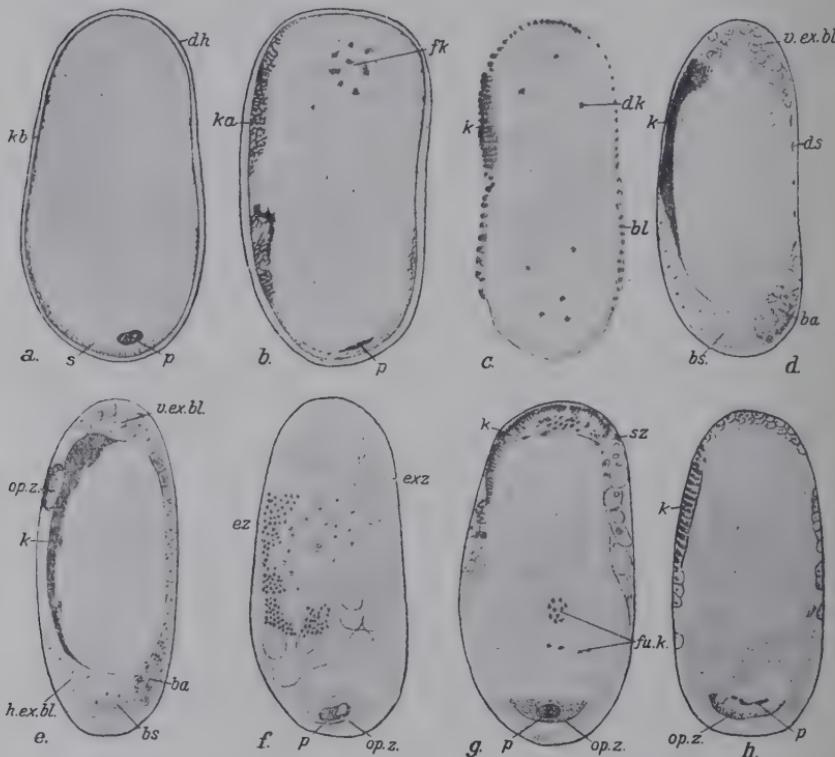


Abb. 19. *Camponotus ligniperda* (Hymenoptera). Normale Entwicklung und Wirkung von Brennungen an der Seite und am hinteren Eipol. a-d Normale Entwicklung. a Längsschnitt durch ein Ei 1-2 Stunden nach Eiablage mit noch fast gleichmäßigen, nur auf der Ventralseite etwas verdicktem Keimhautblastem. b 6-12 Stunden nach Ablage. Entwicklung der unterschiedlichen Keimhautblastemregionen, c Frühes Blastodermstadium. d Ablösung des Keimstreif vom Blastoderm und Wachstum des Keimstreifes. e Wirkung einer Seitenbrennung im Bereich des präsumptiven Keimanlagengebietes vor Eintritt der Plasmasonderung: Abrundung des lebenden Teiles. f-h Wirkung der Hinterpolbrennungen in verschiedenen Entwicklungsstadien. f Brennung vor Sonderung der Plasmazonen (Polkörper rund): Störung der Anordnung von embryonalen und extraembryonalen Zellen. g Brennung zu etwas späterer Zeit vor Ausbildung der differenten Plasmaregionen (Polkörper aufgelockert): Verschiebung der Keimanlage nach vorn unter im übrigen normaler Zonenbildung des Keimhautblastems. h Brennung nach Eintritt der Plasmasonderung: Defekte Ausbildung der hinteren Blastodermzonen ohne Verschiebung der Keimanlage. ba Bakteriocyten, bs Blastodermzyncyten, dh Dotterhaut, dk Dotterkerne, fu.K Furchungskerne, h. ex. bl hinteres extraembryonales Blastoderm, K Keimstreif, Ka Keimanlage, Kb Keimhautblastem, op.Z Operierte Zone, p Polkörper, sz Serosazellen, v. ex. bl Vorderes extraembryonales Blastoderm. (REITH 1931.)

Die Bedeutung des Polkörper, der in diesem Falle nach den Untersuchungen von HECHT (1924) kein Keimbahnkörper ist, läßt sich noch nicht abschätzen, Zentrifugieren des Eies in frühen Stadien (REITH 1932) verhindert die Differenzierung des Keimstreifs, ohne daß der Polkörper verlagert ist. Demnach würde man ihm keinen Anteil an dem Differenzierungsprozeß zuzuschreiben brauchen, wenn feststünde, daß die Differenzierungshemmung auf einer Veränderung des hinteren Eipolgebietes, aber nicht des Keimhautblastems während der Zentrifugierung beruht.

Beim Ei der Honigbiene *Apis mellifera* ist das Keimhautblastem auch innerhalb der Embryonalanlage von vornherein differenziert. Indem MARTIN SCHNETTER messend die Verschiedenheiten am Keimhautblastem, am Netzplasma und der Kernverteilung verfolgte, gelang es ihm zunächst zu zeigen, daß das Keimhautblastem nicht als gesondertes Element allen übrigen gegenübersteht, sondern mit den Furchungskernen durch das überall verteilte Netzplasma und den Dotter in eine morphologische und funktionelle Einheit eingetreten ist, in der das Differenzierungszentrum einen anscheinend nur quantitativ ausgezeichneten Punkt darstellt.

Das Ei besitzt eine deutliche Polarität und Bilateralität (Abb. 20a). Ventral ist das Keimhautblastem (*Kb*) stärker als dorsal und geht am Vorderende in eine schärfer abgegrenzte Plasmaansammlung, das Richtungsplasma (*R.P.*), über, in dem der Eikern und in dessen Nähe der Spermakern (*Sp.K.*) liegen. Eine zentrale Säule (*Z.S.*) mit stärkerer Anreicherung von Netzplasma hebt sich von den peripheren Partien ab (*Pla.*). Klar gesetzmäßig sind die Eimaterialien entlang der Längsachse verteilt. An der Stelle des größten Querdurchmessers ist, abgesehen vom Richtungsplasma, der Plasmagehalt des Eies am größten. Das Keimhautblastem ist hier besser als davor oder dahinter ausgeprägt; zugleich ist das Netzplasma hier am dichtesten. (Die Fettkugeln des Dotters folgen einer anderen Verteilung.) Diese Anordnung bedingt eine ganz bestimmte Verteilung der Furchungskerne (Abb. 20b). Ihre Abstoßungstendenz wirkt sich nicht voll aus, sondern sie gehen gewissermaßen auf vorgezeichneten Wegen. Die Sphäre rückt während der ersten Furchungsstadien in das Gebiet des größten Eiwerschnitts ein, und während sie sich, der zentralen Plasmasäule (*Z.S.*) folgend, immer weiter nach hinten auszieht, bleiben die Kerne hier trotz der synchronen Teilung am dichtesten zusammen, vermögen hier mehr Netzplasma als in anderen Gebieten aufzunehmen, erreichen hier zuerst die Eioberfläche (*Ok*) und bilden hier zu-

erst Zellgrenzen aus. Das neu entstehende Blastoderm erhält ähnliche Stärkeunterschiede wie das Keimhautblastem, die durch Aufnahme des in gleicher Weise abgestuften inneren Keimhautblastem noch schärfer herausgehoben werden. In ihm teilen sich die am frühesten eingewanderten Kerne zuerst über die synchronen Stadien hinaus, so daß die Teilungsfolge von hier aus anhebt und wie in einer Wellenbewegung fortschreitet. Alle weiteren Differenzierungen setzen entsprechend hier oder am homologen Ort der verselbständigte Keimanlage ein.

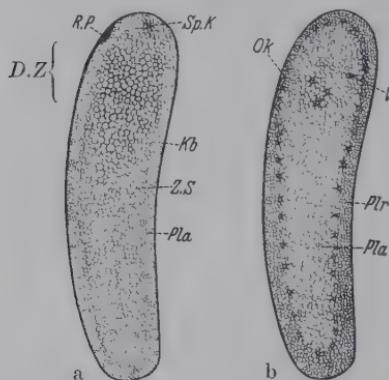


Abb. 20. *Apis mellifica* (Hymenoptera). a Übersicht über die Plasma- und Dotterverteilung im frisch abgelegten Ei (Längsschnitt). Keimhautblastem (*Kb*) und zentrale Plasmazone (*Z.S.*) sind im Gebiet des Querschnittsmaximums, des morphologischen Differenzierungscentrums (*D.Z.*), am stärksten ausgebildet. b Längsschnitt durch ein 512-Kernstadium. Die Kerne der Sphäre stehen im Differenzierungszentrum am dichtesten, sind hier mit den größten Plasmahöfen umgeben und ventral der Eioberfläche am meisten genähert. *Ok* Kerne, die gerade an die Oberfläche kommen, *Pla* Plasmareiches Gebiet, *Plr* Plasmareiches Gebiet, *R.P* Richungsplasma mit Eikern, *Sp.K* Spermakern, *V* Vitellophagen. (Vergr. ca. 28×). (SCHNETTER, Original.)

So bildet die Eistruktur die Grundlage für die Zeitordnung der Differenzierung. Die zeitliche Ordnung lässt sich lückenlos auf die räumliche zurückführen. Das Differenzierungscentrum ist bei diesen Eiern zunächst ein Höhepunkt im Gefälle der Eisubstanzen. Vom 32-Kernstadium an, dem Stadium, in dem die Oberflächenwanderung der Kerne beginnt, bis zur Fertigstellung des Blastoderm hebt sich dieses Gebiet durch eine besondere Affinität zu Thionin heraus, die sich zu beiden Seiten des Eies von der Dorsalseite zur Ventralseite hin ausdehnt und schließlich wie ein Gürtel das Ei umzieht. Sie weist auf chemische Änderungen im Plasma und besonders intensive Reaktionstätigkeit hin.

Das Differenzierungscentrum, das wie beim Libellenei im praesumptiven Thoraxbereich liegt, ist auch hier Ausgangspunkt einer Dotterkontraktion. Regelmäßig macht sich am fixierten Ei eine ventro-laterale Schrumpfung des Dotters in den Gebieten bemerkbar, die kurz vor der Abfaltung des unteren Blattes bzw. der Einsenkung der Mitteldarmanlagen an den Polen stehen. Entsprechend zeigen in aufeinanderfolgenden Entwicklungs-

stadien immer weiter vom Differenzierungszentrum entfernte Gebiete die gleiche Erscheinung: Der Dotter befindet sich in einem vom Differenzierungszentrum aus in die anderen Regionen fortschreitenden Spannungszustand, der die Einsenkung der Mittelplatte zur Folge hat, sich aber nicht im Leben, sondern nur am fixierten Ei zu erkennen gibt. Auch bei diesem Ei verschiebt sich nach einer Verkleinerung des Eisystems, die allerdings die *prae-
sumptive* Kieferanlage nicht überschreiten darf, der Ausgangspunkt der Dotterkontraktion derart, daß die mit ihr zusammenhängende Einsenkung der Mesodermplatte dem neuen Ganzen harmonisch eingeordnet bleibt. Ohne Zusammenhang mit dem Differenzierungszentrum ist das Blastodermmaterial außer zur Amnionbildung zu keiner weiteren Formbildung fähig.

Die Art der Regulationsvorgänge aber eröffnet einen außerdentlich interessanten Tatbestand. Ein Zwerg entsteht im frühen 12-stündigen Blastodermstadium selbst noch nach Abschnürung der *prae-
sumptive* Vorderkopfregion (Abb. 21a). Legt man die Schnur weiter hinten an, so werden Teilkeime ganz besonderer Art gebildet. Es fallen nicht, wie man nach entsprechenden Schnürungen im späten 24-stündigen Blastoderm annehmen sollte (Abb. 21b, d, f, h), allmählich immer weitere Organe einzeln nacheinander aus, sondern stufenweise entstehen zuerst Keime mit vollständig unversehrter intakter Kieferregion (Abb. 21c), dann plötzlich ohne Übergang solche mit unverletzter Thoraxregion (Abb. 21e) und schließlich allein ganze Abdomina (Abb. 21g), letztere bis zu einer bestimmten Grenze, von der ab auch Teilabdomina auftreten. Die einzelnen Organkreise: Vorderkopf, Kiefer, Thorax, (Abdomen) sind, abgesehen von ganz wenigen Übergangsfällen, entweder ganz oder gar nicht vorhanden. Sie müssen im frühen Blastodermstadium in sich geschlossene Anlage-systeme darstellen, die, einmal verletzt, ihre Differenzierungsfähigkeit verlieren und dann nur noch Material für den nächstbenachbarten unverletzten Organkreis abgeben können.

Vergleicht man die Grenzen dieser *prae-
sumptive* Organkreise im frühen Blastoderm mit denjenigen der *prae-
sumptive* Organbezirke des späten Blastoderms, so sieht man in der Zwischenzeit, in der die heterochronen vom Differenzierungszentrum ausgehenden Zellteilungen begonnen haben, die Zellen von der Dorsalseite zur Ventraleite hin zusammengerückt sind, das innere Keimhautblastem aufgenommen und embryonales von extraembryonalem Blastoderm gesondert ist, die auf das

Differenzierungszentrum konzentrierten Organbezirke nach den Polen zu auseinandertreten und ihre endgültige der Ausdehnung des Keimstreifs angepaßte Lage einnehmen, ohne daß sich eine entsprechende Zellbewegung feststellen läßt. Man darf wohl schließen, daß auch für die normale Differenzierung die Organkreisdifferenzierung eine Etappe darstellt, deren näherer Zusammenhang mit dem Differenzierungszentrum noch aufzuklären ist.

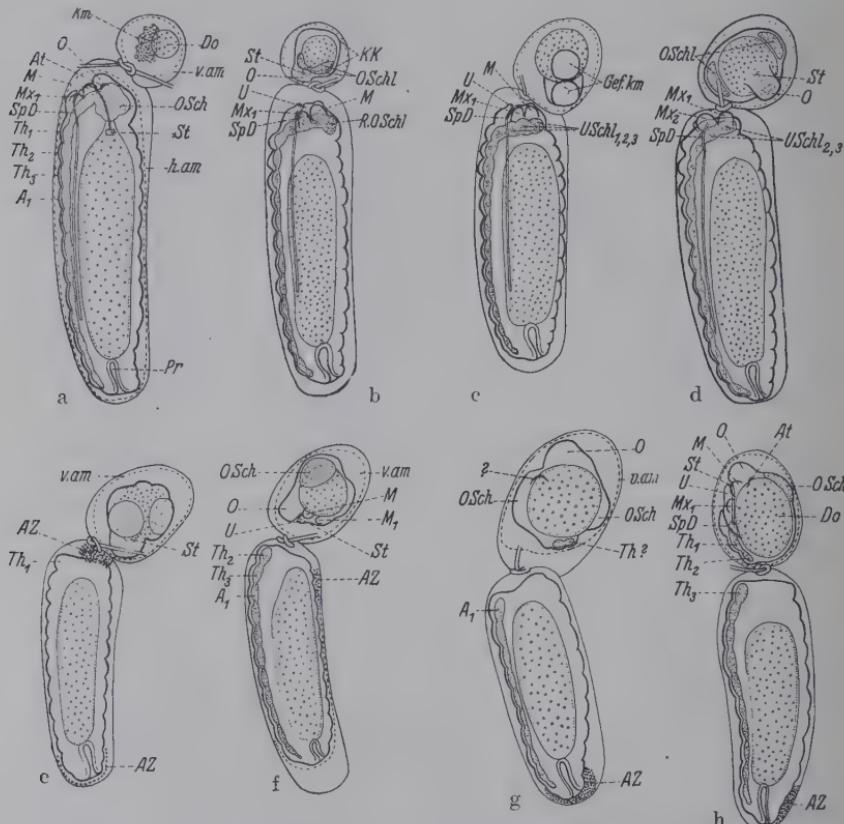


Abb. 21. *Apis mellifera*. Regulation und Mosaikentwicklung der Organkreise. a Harmonisch verkleinerter Zwerg nach Abschnürung von 17 Prozent des Eies am Vorderende im Stadium des gleichmäßigen Blastoderms. b Abschnürung von 16 Prozent im Stadium des differenzierten Blastoderms. Vorderkopf fehlt hinter der Schnur. c Kieferganzbildung nach Abschnürung von 22 Prozent des Eies im Stadium des gleichmäßigen Blastoderms. d Abschnürung von 23 Prozent im Stadium des differenzierten Blastoderms. Hinter der Schnur fehlen Vorderkopf und Mandibel. e Thoraxganzbildung nach Abschnürung von 30 Prozent des Eies im Stadium des gleichmäßigen Blastoderms. f Abschnürung von 30 Prozent des Eies im Stadium des differenzierten Blastoderms. Hinter der Schnur fehlen Kopf, Kiefer und erstes Thoraxsegment. g Abdomenganzbildung nach Abschnürung von 36 Prozent des Eies. h Abschnürung von 36 Prozent des Eies im Stadium des differenzierten Blastoderms. Hinter der Schnur außer dem Abdomen auch das dritte Thoraxsegment entwickelt. A_1 – A_{10} Abdomensegmente, At Antenne, Am.Z Amnionzellen, Az Amnionzone, Do Dotter, Gef.Km Geformtes Keimmaterial, h am Hinteres Amnion, Km Keimmaterial, Kk Kopfkapsel, M Mandibel, Mx₁ erste Maxille, O Oberlippe, O.Schl Ober-schlundganglion, Sp.D Spinndrüse, St Stomodacum, Th₁ erstes Thoraxsegment, U Unter-lippe, U.Schl Unterschlundganglion, v.am Vorderes Amnion. (SCHNETTER, 1934 u. Original.)

Obwohl bei den Hymenopteren der Ausgangspunkt der Differenzierung ein anderer als bei Eiern vom regulativen Entwicklungstypus ist, obwohl sie ein ausgesprochenes Keimhautblastem besitzen und der Furchungsprozeß in allen Einzelheiten sich der Differenzierung des Blastem angepaßt zeigt, lassen sich in der Differenzierung der Keimanlage selbst viele Parallelen aufweisen, die besonders die Lage und Wirkung des Differenzierungszentrums, den Zusammenhang mit einer Dotterkontraktion und seine Rolle bei der Begrenzung der Regulationsfähigkeit betreffen. Wieweit umgekehrt die Differenzierung auch bei den Formen von anderem Entwicklungstypus den Weg über die Ausbildung von Organkreisen geht, werden weitere Untersuchungen zeigen müssen.

Über den Anteil der einzelnen Eielemente an der Differenzierung der Keimanlage liegen besonders für die extremeren Formen des nichtregulativen Entwicklungstypus, die Lepidopteren, Dipteren und Coleopteren, Untersuchungen vor.

Während nach STRASBURGER (1934) die Furchungskerne bei *Calliphora* eine gewisse Autonomie für ihre Wanderung an die Eioberfläche zeigen, auch an anderem Ort als dem normalen eine vollständige Sphäre bilden können, schreiten andererseits nach den Beobachtungen HUETTNER (1923) und GEIGYS (1930) an *Drosophila*, wie HASPERS (1901) und KAHLES (1908) an *Chironomus* und *Miastor* die polzellenbildenden Kerne, vielleicht infolge peripherer Einflüsse in der Sphäre vor den übrigen voran, so daß immerhin gewisse Abänderungen der Furchung durch bestimmte plasmatische Differenzierungen der Eioberfläche sichtbar werden, die dann zweifellos bei den Schmetterlingen, etwa *Ephestia* (SEHL 1931) und *Pieris* (EASTHAM 1928), größere Bedeutung gewinnen. Hier läuft die Furchung (wie ähnlich auch bei den Hymenopteren, Abb. 20) unter Auflösung einer zentralen Plasmasäule ab, deren Plasma teils von den Plasmahöfen der Furchungskerne aufgenommen wird, teils aber als peripherer Netzmantel die Sphäre umgibt und vor Einwanderung der Furchungskerne sich mit dem Blastem vereinigt. Obwohl auch bei den Lepidopteren die Furchung in den verschiedenen Eiregionen verschiedenartig ist und ähnlich wie beim Bienenei die Furchungskerne an der Ventralseite mit ihrem stärkeren Keimhautblastem die Eioberfläche schneller erreichen als an der gegenüberliegenden, müssen sie doch auch hier als isopotent angesehen werden, wie es HILDEGARD MASCHLANKA für die Mehl-

motte nachwies. Sie tötete einen bestimmten Bezirk am vorderen Eipol ab und erhielt normal ausgebildete Abdomina, obwohl die Sphäre gegenüber dem Keimhautblastem verschoben war und mehr Kerne als im Normalfall die hintere Eihälfte bevölkerten (Abb. 22).

Das gleiche ging aus den Versuchen von PAULI (1927) an *Calliphora* hervor, durch die wir zugleich Positives über die Be-

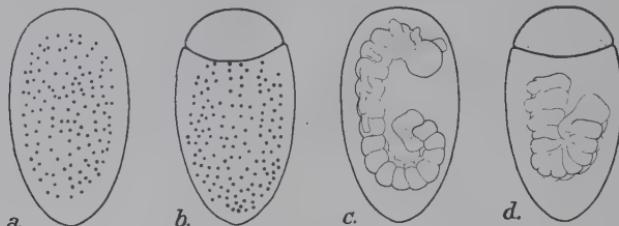


Abb. 22. *Ephestia kühniella* (Lepidoptera). a Kernsphäre des normalen Eies. b Verschiebung der Kernsphäre gegenüber dem Keimhautblastem durch Vorderpolbrennung. c Normaler Embryo im Stadium der Sonderung der Organsysteme. d Normale Ausbildung des Abdomens bei gleich großem Defekt wie in Abb. b. (MASCHLANKA, Original.)

deutung des Keimhautblastems erfahren. Sie konnte (in ähnlicher Weise wie vorher HEGNER (1909) bei Chrysomeliden) durch Zentrifugieren der Eier Blastemplasma und Furchungskerne in verschiedener Richtung verlagern. Das Eiinnere des in der Zentrifugalachse befindlichen Eies (Abb. 23c) schichtete sich nach einstündiger Zentrifugierung in frühen Furchungsstadien so, daß am zentrifugalen Ende schwerer granulierter Dotter (*s. d.*),

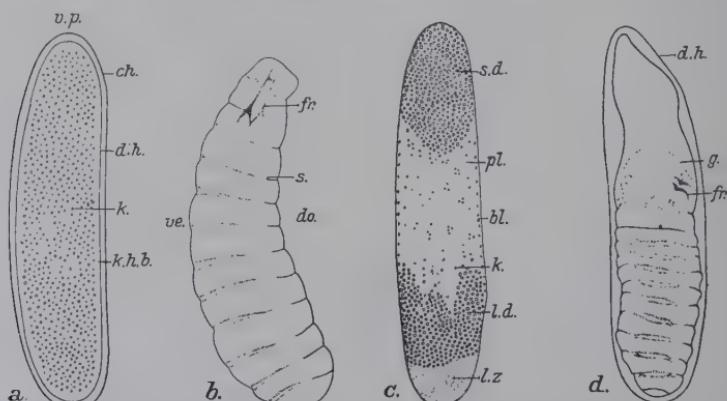


Abb. 23. *Calliphora erythrocephala* (Diptera). a Normales Ei im Längsschnitt. b Normaler Embryo von der Seite. c Zonenbildung nach einstündiger Zentrifugierung des in der Zentrifugalachse festgehaltenen Eies unmittelbar nach der Eiablage vor der Blastodermbildung. Die Kerne (*k*) liegen auf der Grenze zwischen der Plazomazone (*pl*) und dem leichten Dotter (*l.d.*), während das Keimhautblastem von den Polen des Eis nach der Mitte zu abgezogen und verkürzt ist. d Entwicklungsergebnis eines so behandelten Eies. *bl* Blastoderm, *ch* Chorion, *d.h.* Dotterhaut, *do* dorsal, *fn* Freßgestell, *g* Grenze des Dotters, *k* Kern, *k.h.b.* Keimhautblastem, *l.d* Leichter Dotter, *l.z* Leichte Zone, *pl* Plasma, *s* Segmentgrenze, *s.d* Schwerer Dotter, *v.p* Vorderpol. (PAULI 1927.)

am gegenüberliegenden Pol eine leichte Zone bläschenförmigen Materials (*l. z.*) lag, die Kerne (*k*) aber, falls in frühen Entwicklungsstadien zentrifugiert war, sich inmitten ihres Plasmahofes auf der Grenze zwischen der auf den schweren Dotter folgenden breiten Plasmazone (*pl*) und dem leichten Dotter (*l. d.*) befanden und von dort nach Beendigung der Zentrifugierung auf das Keimhautblastem zuwanderten, das, langsamer als die Kerne und immer in sich geschlossen bewegt, vom zentrifugalen Pol mehr oder weniger abgezogen war (*bl.*). Die in ihren gegenseitigen Lagebeziehungen gestörten Kerne können wohl kaum in die ihnen ursprünglich zugehörigen Blastemteile eingewandert sein, dürften sich vielmehr beliebig verteilt haben. Wie ein Vergleich der Entwicklungsergebnisse verschieden stark zentrifugierter Eier und ein Blick auf die Abb. 23c, d zeigen, unterscheidet sich der entstehende Embryo immer soweit von einem normalen, wie das Keimhautblastem abgeändert ist. Entsprechend ist er verkleinert oder sind seine Segmentgrenzen verzerrt.

Wurde, wie in HEGNERS (1908) Anstichversuchen an Chrysomeliden, der hintere Teil des Keimhautblastems mit den Polrscheinengranula entfernt, so fehlten die Geschlechtszellen und oft abdominale Teile der Embryonen, obwohl sämtliche Kerne unverletzt anwesend waren (Abb. 6d-f).

Während so allgemein den Furchungskernen gleiche Potenz zugeschrieben werden muß, ist das Keimhautblastem offenbar Träger verschiedenartiger Faktoren, die für die Anordnung der Organe im Embryo entscheidend sind. Abhängigkeitsbeziehungen zwischen vorderen und hinteren Teilen scheinen kaum vorhanden zu sein, entsprechend den Ergebnissen der oben (Abb. 8) geschilderten Ausschaltungsergebnisse von REITH. Im übrigen ist über die Reaktionsmöglichkeiten der einzelnen Teile im Keimhautblastem sowohl von Lepidopteren wie Dipteren bisher nichts bekannt.

Diese Verhältnisse versuchte ALICE EWEST an einem Coleopteren, dem von *Tenebrio molitor*, zu klären. Wie oben erwähnt wurde, besitzt das Ei ein ausgesprochen differenziertes Keimhautblastem, in dem die Keimanlage am hinteren Eipol präsumptiv vorgezeichnet ist. Von den ersten 64 Furchungskernen (Abb. 24, Eialter 14 Std.) stellen in Beziehung zu diesem die hinteren 32 bei der normalen differentiellen Furchung die Kerne für die embryonale, die vorderen 32 die für die extraembryonale Anlage. Vor ihrer Annäherung an die Eioberfläche gibt sich durch

eine intensive Haemalaunfärbung im Keimanlagengebiet die vermehrte Einwanderung von Netzplasma zu erkennen, dem dann auf gleichem Wege die Kerne folgen. Sowohl Netzplasma wie Kerne erreichen das Blastem zuerst zwischen dem Teilstreich 12 und 26 in einer Region, die wir auch hier als Differenzierungszentrum bezeichnen.

Unter großen Mühen ließen sich aus etwa 5000 Ausschaltversuchen einige klare Abhängigkeitsbeziehungen zwischen den Eielementen feststellen. Wird in sehr frühen Entwicklungsstadien bis zur Bildung von 64 Kernen ein hinterer Eibereich, dessen Größe die obere Kurve der Abb. 24 angibt, entfernt, so sind die Furchungskerne nicht fähig, das Keimhautblastem ordnungsgemäß zu erreichen. Weder verteilen sie sich verschiedenartig, noch wandern sie überhaupt zur Eioberfläche. Im Eiinnern entstehen neben ihnen eine große Anzahl von kernlosen strahlenförmigen Plasmahöfen (Abb. 24A). Dem Eiystem fehlt die Möglichkeit zu einer Zustandsänderung, die offenbar im Normalfall durch die jetzt ausgeschalteten Faktoren am Ei-hinterende bedingt wird, und auf Grund welcher Plasma- und Kernwanderungen möglich werden. Diese Wirkung darf wohl mit der des Bildungszentrums der Libellen verglichen werden.

Wird eine ähnliche Operation nach dem 64-Kernstadium ausgeführt, insbesondere der Teil entfernt, der das morphologisch erkennbare Differenzierungszentrum enthält, so wandern die Kerne ins Blastem ein, der Dotter vollzieht, allerdings unter Mitwirkung sekundärer Vitellophagen, die ihn verflüssigen, eine Kontraktion wie bei normaler Differenzierung der Keimanlage, aber ohne Differenzierungszentrum fehlt diese selbst. Die ins Blastem eingewanderten Kerne vermögen nicht, Zellen von kubischer Gestalt zu bilden oder die Sonderung von Mesoderm zu vollziehen (Abb. 24C).

Ob bei dem Graurüßler *Sitonia*, bei dem REITH (1935) ebenfalls durch Abtötung eines Polbereiches die Entwicklung unterbinden kann, ähnliche Verhältnisse vorliegen, wird erst zu klären sein, wenn Untersuchungen über die Entwicklung und Verlagerung des Keimhautblastems vorliegen.

Von entscheidender Bedeutung für das Verständnis des Aufbaus der Estrukturen beim nichtregulativen Eitypus ist nun die Tatsache, daß erst, nachdem die geschilderten Reaktionen zwischen den verschiedenen Eibestandteilen abgelaufen sind, die Regulationsfähigkeit stärker anwächst. Erst dann kann entsprechend

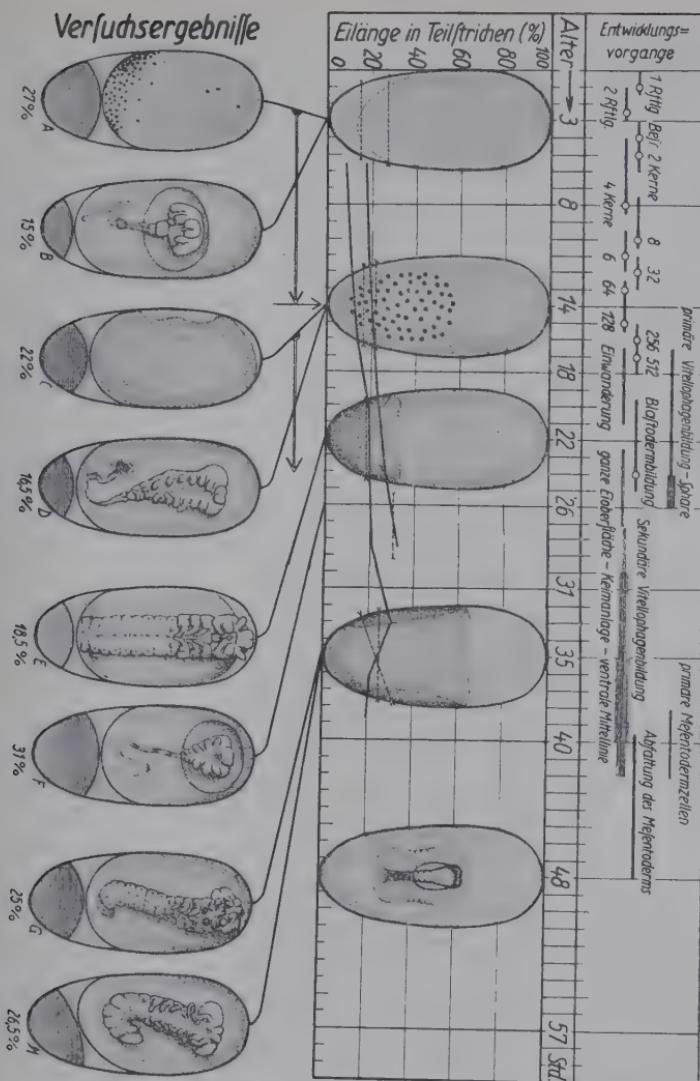


Abb. 24. *Tenebrio molitor* (Coleoptera). Normalentwicklung (obere Reihe) und Versuchsergebnisse (untere Reihe) nach Hinterpolbrennung zu verschiedenen Entwicklungszeiten. Abszisse: Alter der Keime. Ordinate: Länge des Eies. Die untere Kurve gibt an, wie weit vom Hinterpol aus gebrannt werden kann, ohne die Bildung von Ganzkeimen zu verhindern. Bei Brennlängen zwischen den beiden Kurven entwickeln sich Teilleime, bei solchen, die größer sind, als die obere Kurve angeht, Keime ohne Keimanlage. Durch punktierte Querschnittslinien sind in der oberen Eireihe die Brennlängen angegeben, die zu den in der unteren Reihe dargestellten Versuchsergebnissen führen. A Brennung kurz nach der Eiablage bis zum 64-Kernstadium mit einer Brennlänge, die über der oberen Kurve liegt: Die Furchungskerne vermögen die Eioberfläche nicht zu erreichen. Überzählige kernlose Plasmahöfe. C Gleichartige Brennung nach dem 64-Kernstadium. Abtötung des Differenzierungszentrums. Wanderung der Kerne an die Eioberfläche. Ausbildung einer Sphäre sekundärer Vitellophagen, Dotterkontraktion, aber keine Keimanlage. Die Keime sind unfähig dazu, kubische Gestalt anzunehmen oder Mesoderm zu bilden. Entwicklung in extraembryonalen Richtung. B, D, F, H Verschiedene Arten von Defektbildungen bei Brennung mit Brennlängen zwischen beiden Kurven. E, G Ganzbildungen nach Brennungen, deren Brennlängen jeweils die untere Kurve nicht erreichen. (EWEST, Original.)

der unteren der beiden Kurven aus Abb. 24 der Keim nach einem gleichen Defekt regulieren, bei dem er vorher Fehlbildungen gab. Im Stadium des 22 Stunden alten Eies (Abb. 24) bildet sich ein normaler Keim, selbst wenn 18,5% des ganzen Eies, d. i. der größere Teil der ganzen Keimanlage, fortgenommen ist (Abb. 24 E), während am Anfang der Entwicklung nur 8,5% der Eilänge am Hinterpol entbehrlich waren. Diese Regulationsbefähigung hält solange an, wie die Keimanlage innerhalb des Eies Bewegungen durchführt und die getrennten selbständigen Teile sich wieder zu einer Einheit zusammenschließen können. Die anfängliche Unfähigkeit des Eies zur Regulation war nicht durch die vorzeitige Differenzierung, sondern durch die Art der Anordnung der Teile und ihrer Beziehungen zu einander bedingt.

Aus diesen Untersuchungen lassen sich einige Anhaltspunkte zum Vergleich der Reaktionsweisen von den verschiedenartigen Insekten eiern gewinnen:

Im Ei vom regulativen Typus sind zu Beginn der Entwicklung nur wenige Orte qualitativ besonders ausgezeichnet: Die Furchungskerne mit ihren Höfen, das Bildungszentrum, das Differenzierungszentrum. Das System besitzt relativ große Freiheiten, da entweder die Träger der Reaktionen beweglich sind, wie die autonomen Furchungskerne, oder die Wirkung der Reaktionen nicht streng an die Reaktionsorte geknüpft ist wie beim Differenzierungszentrum, sondern unter Vermittlung eines bewegungsfähigen Systems hervorgebracht wird.

Im Ei vom nichtregulativen Typus sind von vornherein die Furchungskerne mit dem Netzplasma und dem Keimhautblastem zu einer das Ganze durchsetzenden festen funktionellen Einheit zusammengefügt. Das Keimhautblastem besitzt zum mindesten quantitativ, wenn nicht qualitativ abgestufte, wenig gegeneinander verschiebbare Teile.

Trotz dieser Verschiedenheiten heben sich einzelne allgemeine Tatsachen als vergleichbar heraus:

Die Furchungskerne sind isopotent. Das plasmatische System ist potentiell differenziert.

Die Bildung der Keimanlage geschieht, soweit dieser Vorgang bisher aufgeklärt wurde, in einer bestimmten zeitlichen und räumlichen Ordnung von einem Differenzierungszentrum aus, das auch ursächlich in die Reaktionsfolge eingeschaltet ist:

Entweder als zentraler Höhepunkt eines dynamischen Systems, durch das die Blastodermzellen in bestimmter Ordnung zur Keimanlage zusammengefügt werden (*Odonata*);

Oder als Höhepunkt eines Strukturgefälles, das innerhalb des Keimhautblastems und Netzplasmas quantitativ ausgezeichnet ist und so die Differenzierungsordnung des Eies bedingt (*Hymenoptera*).

Beide Möglichkeiten können zugleich verwirklicht sein. Wie weit sich das Differenzierungszentrum noch anders kennzeichnen läßt, wie weit etwa eine bestimmte Anordnung organbildender Faktoren mit ihm verbunden ist, und wie weit hierin die verschiedenen Eitypen Übereinstimmungen zeigen, ist noch nicht zu sagen. Ebenso bedarf es noch der Prüfung, ob das Differenzierungszentrum für den Keimquerschnitt eine ähnliche Bedeutung besitzt wie für die Vorgänge in der Längsrichtung des Eies. Beim regulativen Eitypus erscheint das Differenzierungszentrum autonomer als im anderen Eitypus, im Zusammenhang damit, daß bei ihm die Differenzierung unmittelbar auf die allgemeinen Differenzierungen der Körpergrundgestalt abzielt.

An verschiedenen Stellen wurde offenbar, daß die Vorstellung von dem fortschreitenden Determinationszustand der Darstellung des Entwicklungsverlaufs nicht gerecht wird. Die Entwicklungsvorgänge sind vielschichtiger, als es in dieser Vorstellung zum Ausdruck kommt. Überdies kennen wir als Anfangsstadium der Entwicklung keinen Zustand, in welchem die Keimteile eine vollkommen harmonische Äquipotenz aufweisen. Häufig schließen sich an ein Mosaikstadium des Keimes andere mit mehr regulativen Tendenzen an. Während der ganzen Entwicklung sind die Keimteile in ein durch Merkmale einer bestimmten Tiergruppe ausgezeichnetes System gebunden: Entwicklung offenbart sich als Prozeß der Umwandlung des Organismus von einer Gestaltordnung zur anderen.

Die Schwierigkeiten, vor denen wir bei der Anwendung des Begriffes »Determinationszustand« stehen, sind zum großen Teil auch daraus erwachsen, daß der Begriff infolge der Verfeinerung und Verfeinerung der Methoden vieldeutig geworden ist, und daher zur genauen Bezeichnung eines bestimmten Entwicklungszustandes nicht genügt.

Im Anschluß an ein Isolierungsexperiment angewandt, bezeichnet z. B. der Begriff der vollendeten Determination den Zustand der Nichtregulationsfähigkeit, wie im einzelnen

bei der Besprechung der Eitypen ausgeführt wurde. Häufig soll er in diesem Zusammenhang nur ausdrücken, daß eine bestimmte Verteilung der Entwicklungsfaktoren erreicht ist.

Aus dem Ergebnis eines Transplantationsexperiments läßt sich streng genommen darüber, ob ein Zustand endgültiger Determination schlechthin erreicht ist, nichts aussagen, weil auf Grund der Verpflanzung eines Keimteiles in eine neue Umgebung nicht eine absolute, sondern immer eine relative Feststellung gemacht wird. Der Untersucher stellt das Kräfteverhältnis zwischen Transplantat und Umgebung fest und kann entsprechend nur von einer Determination in bestimmter Richtung sprechen. Nach einem solchen Versuch enthält der Begriff des Determinationszustandes eine Aussage über die Reaktionsfähigkeit in bezug auf die geprüften Kräfte.

So haben wir versucht, die Beschreibung des Entwicklungsverlaufs enger, als es durch den Begriff des Determinationszustandes geschehen kann, dem jeweiligen experimentellen Tatbestand anzupassen durch die Kennzeichnung der Anordnung und der Fähigkeiten, welche die Keimteile in bestimmten Zeitabschnitten haben. Wir erhalten das Bild eines Reaktionssystems von Teilen ganz bestimmter, mehr oder weniger verschiebbarer Anordnung, die durch Bewegungsvorgänge zu Reaktionen und dadurch zur Entstehung neuer Strukturen und wiederum neuer Bewegungsvorgänge Anlaß geben. Zentren, als die wir im Anschluß an SPEMANN besonders wesentliche Faktorengebiete bezeichnen, sind für bestimmte Gestaltungsvorgänge verantwortlich, aber selbst wieder dem ganzen dynamischen System des Keimes eingegordnet. Viele Bewegungsvorgänge sind ausschließlich an das Ganze des Keimes gebunden. Und dadurch ist die harmonische Gestaltung des Ganzen auch nach Störungen möglich.

Einen ausführlichen Vergleich der Insektenentwicklung mit der anderer Tierstämme, wie der Amphibien oder Echinodermen, anzuschließen, muß ich mir hier versagen. Auch läßt sich ein derartiger Vergleich nur unter großen Vorbehalten anstellen (vgl. SEIDEL 1934, 1936), da die Eisysteme so verschieden sind, wie die Vertreter der Tierklassen selbst. Wenn ich seine formale Seite hier andeute, so geschieht es, um zugleich Gemeinsames in den Forschungswegen sichtbar zu machen. Der Amphi-

bienorganisator z. B. und das Differenzierungszentrum der Libellen sind beide im Ei abgrenzbare Regionen, die einem Gefällesystem dynamischer Tendenzen eingeordnet sind: Der Amphibienorganisator in das der Gastrulationstendenzen, in welchem er einen Höhepunkt darstellt; das Differenzierungszentrum der Libellen in das Kontraktionssystem des Dotters, in welchem es gleichfalls Höhepunkt ist. Bei beiden wird der Wirkungsbereich durch das Ganze bestimmt, indem der Organisator nur soweit Medullarplatte induziert, als er zufolge der Gastrulationsbewegung dem Ectoderm unterlagert wird und indem beim Differenzierungszentrum die Kontraktionswelle des Dotters immer inmitten des zur Verfügung stehenden Eiraumes anhebt.

Die Harmonie im Zusammenspiel der Einzelvorgänge organischer Entwicklung trat uns besonders eindrucksvoll bei Abänderung der Entwicklungswege nach künstlichen Eingriffen in das System entgegen. Wenn wir diese wunderbaren organischen Regulationen durch Bewegungsvorgänge, die an das Systemganze geknüpft sind, ermöglicht sahen, so tat sich neben der Analyse der Stoffe, aus denen sich die Eier mit ihren Zentren zusammensetzen, ein neues Rätsel auf, die Frage nach der Art der Einfügung der Stoffe und des Stoffwechsels in das dynamische System des Ganzen, die Frage nach der Struktur der Bewegungssysteme selber, die wir lösen müssen, wenn wir verstehen wollen, was ein Ei ist.

Literatur.

CAPPE DE BAILLON, P., Recherches sur la Téralogie des Insectes. Enc. ent. Paris. 8 (1927) 1-287. — Ders., Embryogénie téralogique chez les Phasmides. Bull. Biol. France Belgique 62 (1925) 378-387. — Ders., Diplogenèses et Formations multiples chez les Insectes. Bull. Biol. France Belgique 63 (1929) 456-485. — Ders., Teratologie comparée du *Platycnemis pennipes* Pall (Odonates, Agrionidae) et du *Carausius morosus* Br. (Orthopt., Phasmidae). Bull. Biol. France Belgique 67 (1933) 1-33. — EWEST, ALICE, Struktur und erste Differenzierung im Ei des Mehlkäfers *Tenebrio molitor*. Arch. Entw.-Mech. (Im Druck.) — GEIGY, RUDOLF, Action de l'ultra violet sur le pole germinal dans l'oeuf de *Drosophila melanogaster* (Castration et mutabilité). Rev. Suisse Zool. 38 (1931) 187-288. — Ders., Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. Arch. Entw.-Mech. 125 (1931) 406-447. — HASPER, M., Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Chironomus*. Zool. Jb. Anat. 31 (1911) 543-612. — HECHT, OTTO, Embryonalentwicklung und Symbiose bei *Camponotus ligniperda*. Z. wiss. Zool. 122 (1924) 173-204. — HEGNER, R. W., Effekts of Removing the Germ-cell Determinants from the Eggs of some Chrysomelid Beetles. Preliminary Report. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Woods Hole 16 (1908) 19-26. — Ders., The effects of centrifugal force upon the Eggs of *Leptinotarsa decemlineata*. J. exper. Zool. 6 (1909) 507-552. — Ders., Experiments with Chrysomelid Beetles III. The Effekts of killing Parts of the Eggs of *Leptinotarsa decemlineata*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 20 (1911) 237-251. —

HOWLAND, R. B. and CHILD, G. P., Experimental studies on development in *Drosophila melanogaster*. I. Removal of protoplasmatic materials during the cleavage and early embryonic stages. *J. exper. Zool.* **70** (1935) 418-424. — HOWLAND, R. B. and SONNENBLICK, B. P., Experimental studies on the development in *Drosophila melanogaster*. II. Regulation in the early egg. *J. exper. Zool.* **73** (1936) 109-126. — HUETTNER, A. F., The origin of the germ cells in *Drosophila melanogaster*. *J. Morph.* **37** (1923) 385-419. — KAHLÉ, W., Die Pädogenesis der Cecidomyiden. *Zoologica* **21** (1908). — KRAUSE, GERHARD, Analyse erster Differenzierungsprozesse im Keim der Gewächshausheuschrecke durch künstlich erzeugte Zwilling-, Doppel- und Mehrfachbildungen. *Arch. Entw.-Mech.* **132** (1934) 115 bis 205. — MASCHLANKA, HILDEGARD, Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Ei der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. (In Vorb.) — NOACK, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. *Z. wiss. Zool.* **70** (1901) 1-57. — PAULI, MARGARETE E., Die Entwicklung geschnürter und zentrifugierter Eier von *Calliphora erythrocephala* und *Musca domestica*. *Z. wiss. Zool.* **129** (1927) 483-540. — PENNERS, ANDREAS, Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei *Tubifex rivulorum* Lam. *Zool. Jb. Anat.* **45** (1923). — REITH, FERDINAND, Die Entwicklung des *Musca*-Eies nach Ausschaltung verschiedener Eibereiche. *Z. wiss. Zool.* **126** (1925) 181-238. — Ders., Versuche über die Determination der Keimesanlage bei *Camponotus ligniperda*. *Z. wiss. Zool.* **139** (1931) 664-734. — Ders., Über die Lokalisation der Entwicklungsfaktoren im Insektenkeim. I. Zentrifugierversuche an Ameisenereiern. *Arch. Ent.-Mech.* **127** (1932) 283-299. — Ders., Über die Determination der Keimesanlage bei Insekten. *Sitona lineata*. *Z. wiss. Zool.* **147** (1935) 77-100. — SCHNETTER, MARTIN, Morphologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbienen. *Z. Morphol. u. Oekol.* **29** (1934) 114-195. — Ders., Physiologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbiene. *Arch. Entw.-Mech.* **131** (1934) 285-323. — SEHL, ALFRED, Furchung und Bildung der Keimanlage bei der Mehlmotte *Ephestia Kuehniella* Zell. *Z. Morphol. u. Oekol.* **20** (1931) 533-596. — SEIDEL, FRIEDRICH, Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von *Pyrrhocoris apterus*. *Z. Morphol. u. Oekol.* **1** (1924) 429-506. — Ders., Die Determinierung der Keimanlage bei Insekten. I. *Biol. Zbl.* **46** (1926) 321-343. — Ders., Die Determinierung der Keimanlage bei Insekten. II. *Biol. Zbl.* **48** (1928) 230-251. — Ders., Untersuchungen über das Bildungsprinzip der Keimanlage im Ei der Libelle *Platycnemis pennipes*. I-V. *Arch. Entw.-Mech.* **119** (1929) 322-440. — Ders., Die Determinierung der Keimanlage bei Insekten. III. *Biol. Zbl.* **49** (1929) 577-604. — Ders., Die Reaktionsfolge im Determinationsgeschehen des Libellenkeimes. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **34** (1931) 193-200. — Ders., Die Potenzen der Furchungskerne im Libellenei und ihre Rolle bei der Aktivierung des Bildungszentrums. *Arch. Entw.-Mech.* **123** (1932) 213-276. — Ders., Das Differenzierungszentrum im Libellenei. I. Die dynamischen Voraussetzungen der Determination und Regulation. *Arch. Entw.-Mech.* **131** (1934) 135-187. — Ders., Der Anlagenplan im Libellenei, zugleich eine Untersuchung über die allgemeinen Bedingungen für defekte Entwicklung und Regulation bei dotterreichen Eiern. *Arch. Entw.-Mech.* **132** (1938) 671-751. — Ders., Entwicklungsphysiologie. In: *Fortschr. Zool. (N. F.)* Bd. 1. Jena 1936. (Im Druck.) — STRASBURGER, EDUARD H., Über die Zellbewegungen bei der Furchung der Fliege *Calliphora erythrocephala* Meigen. *Z. wiss. Zool.* **145** (1934) 625-641.

42. Herr Prof. GÜNTHER JUST (Greifswald):

Weitere Untersuchungen zur Phylogenetische spezialisierter Anpassungen.

Wenn ich heute abermals über einen Gegenstand berichte, über den ich von andersartigem Tatsachenmaterial aus auf der Greifswalder Tagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft vor

zwei Jahren gesprochen habe, so deshalb, weil die Ausdehnung dieser Untersuchungen auch auf ein möglichst breites Material systematischer Tatsachen immer neue Ausblicke eröffnet, die mir wiederum von allgemeinerem Interesse zu sein scheinen.

Mein damaliger Vortrag ging aus von den kataleptischen Erscheinungen einer Reihe von Orthopteren und Hemipteren und von ihren Beziehungen zu spezialisierten Formen morphologischer Gestaltung, wie sie beispielsweise in Stabformen wie *Dixippus* oder *Neides* oder in Blattformen wie *Phyllum* gegeben sind. Das allgemeine Gesamtergebnis der Untersuchungen, über die ich damals berichtete, bestand in folgender Feststellung: In der näheren und weiteren systematischen Verwandtschaft solcher hochspezialisierter Formen, wie etwa *Dixippus* oder *Phyllum* es sind, finden sich die morphologischen, physiologischen und ökologischen Komponenten derartiger Anpassungsgesamtphänomene in mannigfacher Weise teils isoliert, teils verschiedengradig kombiniert.

Bei einer derartigen Sachlage besteht, wie ich damals weiterhin ausführte, die grundsätzliche Möglichkeit, mittels vergleichender und experimenteller Arbeit soviel Tatsachenmaterial zusammenzutragen, daß man schließlich direkt zahlenmäßig die Frage beantworten könne: Wie viele Einzelkomponenten und welche und wie viele Kombinationen und welche finden sich unter wie vielen Arten oder Gattungen kleinerer oder größerer systematischer Einheiten? und daß man auf Grund dieser Kenntnis an eine exakte Beantwortung der Frage herangehen könne: Reichen Mutation und Kombination der mutativ entstandenen Charaktere aus, um die Entstehung jener spezialisierten Endformen phylogenetischer Entwicklung begreiflich zu machen? Durch Einbeziehung der für den Ablauf dieser phylogenetischen Prozesse theoretisch erforderlichen wie der tatsächlich zur Verfügung gestandenen geologischen Zeiträume muß sich, wie ich damals näher auseinandergesetzt habe, diese letzte Frage beantworten und so ein Einblick in die kausalen Grundlagen dieser phylogenetischen Abläufe gewinnen lassen.

Wenn ich nun heute unter ähnlichen Gesichtspunkten auf einige weitere Tatsachen hinweise¹, so sollen diese zunächst zur Verdeutlichung einer Feststellung dienen, die sich bei eingehen-

¹ Auf die Wiedergabe der beim Vortrag gezeigten Photos ist hier verzichtet worden, desgleichen auf die Anführung von Literatur.

derer Beschäftigung mit der so überaus reichen morphologischen Mannigfaltigkeit der Orthopteren immer von neuem ergibt. Für immer weitere Charaktere, die eine Betrachtung unter Anpassungsgesichtspunkten als naheliegend oder berechtigt erscheinen lassen, läßt sich nämlich feststellen, daß sie mehrfach oder sogar oft phylogenetisch selbstständig, d. h. also in voneinander unabhängigen Evolutionsschritten größerer oder kleinerer systematischer Gruppen, aufgetreten sind. Viele dieser Parallelismen sind so auffällig, daß sie längst die Aufmerksamkeit der Systematiker auf sich gezogen haben.

Es seien genannt:

1. Stab- und Blattform des Gesamtkörpers,
2. mannigfache Züge der ornamentalen Einzelausgestaltung, wie blattförmige Verbreiterungen, läppchenartige Anhänge, kleinere und größere Dornen, all dies an verschiedenen Teilen des Körpers selbst und an den Extremitäten, insgesamt ein Bild von größter Mannigfaltigkeit,
3. um schließlich einige Möglichkeiten der Ausbildung des Flügels mit wenigen Worten zu kennzeichnen:
 - a) die Grundtypen einer mehr länglichen, schmalen und einer mehr breiten, teilweise zugleich auch runden Gesamtform,
 - b) die Reduktionserscheinungen, die sich sowohl an den Vorder- wie an den Hinterflügeln in allen nur denkbaren Graden bis zum völligen Fortfall der Flügel beobachten lassen, und die hierher gehörigen
 - c) mannigfaltigen Aussparungen, wie sie an den verschiedensten Stellen, vor allem der Vorderflügel, auftreten können, sei es
 - c₁) in Form einer gelegentlich zu beobachtenden Stützung am apicalen Ende, die den Flügel wie querabgeschnitten erscheinen lassen kann, sei es
 - c₂) in Form der häufiger feststellbaren Ausbuchtungen von wechselnder Lage, wechselnder Zahl, wechselnder Größe und wechselnder Form.

Betrachtet man die mit diesen wenigen Hinweisen nur ganz oberflächlich gekennzeichneten Verhältnisse unter dem Doppelgesichtspunkt von Mutation und Kombination, so läßt sich im ersten Sinne zunächst das immer erneute phylogenetisch selbstständige Auftreten ähnlicher Bildungen anführen. Von ihnen

kann man also zumindest sagen, daß sie aus einem all diesen verschiedenen Orthopterenformen ursprünglich gemeinsamen Schatz gleichartiger erblicher Potenzen hervorgegangen sein müssen, und diese Potenzen darf man weiterhin, im Sinne der Erfahrungen der Experimentalgenetik, in Beziehung setzen zu der nach Mutationsrichtung und Mutationshäufigkeit spezifischen Mutabilität zahlreicher bekannter Gene.

Ebenfalls im Sinne einer solchen Mutationshypothese auffassen läßt sich die deutliche, wenn auch natürlicherweise zunächst nur analogiehaft zu verstehende Parallele einer Anzahl dieser Bildungen zu Mutationscharakteren, wie wir sie vor allem von *Drosophila* kennen; es sei beispielsweise an den rudimentary-, den miniature-, den vestigial-Flügel erinnert.

Es erscheint in diesem Zusammenhange bemerkenswert, daß Aussparungen von Flügelteilen und mehr oder weniger starke Flügelrudimentierung, wie sie sich auf eine große Reihe von Orthopteren verteilt finden, sich auch als Stufen phänotypischer Manifestation innerhalb der Ausprägungsreihe einer und derselben Serie multipler Allele finden können, wiederum vor allem in der bekannten vestigial-Serie von *Drosophila*.

Auch darauf sei hingewiesen, daß nach den Untersuchungen von KARNY an einer Reihe von Orthopteren, bei denen sich eine Flügelreduktion findet, dieselbe vom Apicalende ausgeht, und daß wiederum in schöner Parallele hierzu die gewöhnliche Form des vestigial-Flügels von *Drosophila* vorzugsweise den Basalteil des Flügels repräsentiert. Demgemäß wird ein vergleichendes Studium der gelegentlich makropteren Individuen normalerweise mikropterer Orthopteren (und auch Hemipteren) und überhaupt ein vergleichendes und experimentelles variationsanalytisches Studium der Flügelausbildung und Flügelentwicklung flügelreduzierter Orthopteren in ständiger Fühlungnahme mit dem sich fortgesetzt vermehrenden Tatsachenmaterial über die Entwicklungsphysiologie des normalen und mutierten *Drosophila*-Flügels reiche Ergebnisse zeitigen.

Was nun zweitens die Möglichkeiten eines kombinatorischen Zusammentretens solcher Einzelcharaktere wie der genannten betrifft, so bedeutet ja bereits das mehrfache parallele Auftreten entsprechender derartiger Bildungen, daß dieselben sich in sehr verschiedenartige morphologische Ganzheiten eingefügt haben und sich also in alle diese offenbar störungsfrei einzuordnen

vermögen. Das heißt aber, daß sie mindestens so weitgehend voneinander unabhängig sind, daß diese tatsächlich vorhandenen und dauerfähigen Merkmalskomplexe entstehen konnten.

Zweitens läßt sich aber auch im einzelnen, nämlich in bezug auf das Zusammentreten gerade von uns hervorgehobener Spezialbildungen, unsere theoretische Voraussetzung als verwirklicht erweisen. Wir geben einige Hinweise, die nur für wenige Formen — aus zwei nahe miteinander verwandten Unterfamilien der Locustiden — und in einer sehr groben Weise den Vergleich durchführen, aber eben nur das Entscheidende zeigen sollen.

Bei der Pseudophyllinen-Gattung *Tanusia* zeigt der Vorderflügel, der z. B. bei *T. infecta* laubgrün, bei *T. cristata* rotbraun gefärbt ist und in Zeichnung und Aderung eine Fülle von Einzelheiten aufweist, die hier außer acht bleiben müssen, eine tiefere und eine seichtere Eindellung am Vorderrande. Bei der Mecopodine *Corycus Karschi* findet sich, jedenfalls im weiblichen Geschlecht, eine solche gleichsam herausgefressen erscheinende Flügelaussparung am Hinterrande des Flügels, und zwar neben einer queren Abstutzung ähnlich derjenigen der Pseudophylline *Tomias*, während eine andere Species dieser Gattung, *Corycus jurinei*, glatt abgerundete Flügelränder besitzt. Eine der merkwürdigsten Mecopodinen schließlich, *Acridoxena hewaniiana*, zeigt zwei Einbuchtungen am Vorderrande — diesmal die tiefere von beiden distal —, eine weitere am inneren Hinterrande des Vorderflügels. Diese Aussparungen sind übrigens nicht nur bei einer älteren Larve schon deutlich ausgeprägt, sondern bereits bei einer ziemlich jungen Larve², was wiederum im Hinblick auf die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse des vestigial-Flügels von *Drosophila* bemerkenswert ist. Kombiniert mit diesen und weiteren Merkmalen des überaus aberranten Flügels zeigt *Acridoxena* eine vor allem am Thorax stark ausgebildete Stachelbewehrung, ein Merkmal auch zahlreicher anderer Orthopteren, und Verbreiterungen des ersten Beinpaars, die an ähnliche Verhältnisse beim *Phyllum*-Bein, aber auch beim Bein anderer Phasmiden und Orthopteren überhaupt, erinnern, sich abgeschwächt übrigens auch am zweiten Beinpaar von *Acridoxena* finden.

² Diese Larven der seltenen Form finden sich im Berliner Museum für Naturkunde. Dessen Sammlungen, deren Benutzung mir durch das Entgegenkommen der Herren Prof. ZIMMER und vor allem Prof. RAMME ermöglicht ist, bilden die Hauptgrundlage meiner einschlägigen Untersuchungen.

Im ganzen haben wir in dieser Gattung also eine morphologische Extremform, wie sie in andersartiger Weise, dabei aber im Grundsätzlichen durchaus vergleichbar, das schon mehrfach genannte *Phyllium* darstellt. Ein derartiges kombinatorisches Zusammentreten der mannigfachsten Charaktere, die bei anderen Formen auch isoliert vorkommen, überrascht den Untersucher immer wieder von neuem und führt ihn fast in Versuchung, derlei Kombinationen geradezu vorauszusagen, um dann nach ihnen zu suchen.

Diese wenigen Beispiele mögen genügen. Ihr immer erneutes Auffinden führt zu dem gleichen theoretischen Gesamtergebnis und zur Berechtigung der gleichen Hypothesenbildung, wie die vor zwei Jahren vorgetragenen experimentellen Befunde. Es erscheint abermals als möglich, an die eingangs formulierten Fragen heranzutreten.

Auf die mit unserem Problem und unseren Anschauungen in Zusammenhang stehenden Auffassungen anderer Autoren, von denen wir für die Orthopteren im besonderen HANDLIRSCH, KARNY und BEIER nennen wollen, für die allgemeine Problemstellung ZUR STRASSEN und NOWIKOFF, können wir nicht eingehen³.

In deutlicher Parallele zu unseren eigenen Anschauungen stehen die Vorstellungen, zu denen von einem ganz andersartigen Ausgangsmaterial aus auf botanischem Gebiete ERNST gekommen ist. Für ein ökologisch ohne Zweifel so bedeutungsvolles Phänomen, wie es die Heterostylie ist, hält es ERNST auf Grund des hierzu ja bereits in reicher Fülle vorliegenden experimentell-genetischen Materials für sehr wohl möglich, daß dem Auftreten des Heterostylie-Komplexes als ganzen dessen Einzelmerkmale auf Grund richtungsloser Kleinmutationen an ursprünglich gleichgriffeligen Formen voraufgegangen sind. Ja ERNST vermag bei der, wie gesagt, genetisch weitgehenden Durcharbeitung der Heterostylie-Fragen schon zu speziellerer genetisch-phylogenetischer Hypothesenbildung zu schreiten.

Bis wir selbst unsere sehr allgemeine heuristische Hypothese zu spezifizieren vermögen, ist noch viele systematisch-morphologische und vor allem experimentelle — ökologische, genetische und entwicklungsphysiologische — Arbeit an unseren Objekten

³ Auch auf BREIDERS kürzlich mitgeteilte Befunde über die unabhängige Kombination — im mendelistischen Sinne — einer Reihe spezifischer Charaktere bei Artkreuzungen von Zahnkarpfen kann nur hingewiesen werden.

zu tun; in allen diesen Richtungen ist oder wird sie in Angriff genommen.

Man könnte aber gegen die Möglichkeit einer Verifizierung unserer Hypothese bestimmte grundsätzliche Einwände erheben wollen, auf die, wenn auch ebenfalls nur kurz, noch eingegangen werden soll.

Ist es, könnte man zunächst einwenden, überhaupt berechtigt, unter phylogenetisch-kombinatorischen Gesichtspunkten morphologische und physiologische Charaktere zueinander in Beziehung zu setzen, über deren genetische und entwicklungsphysiologische Grundlagen wir noch nichts wissen? Um das Naheliegende eines solchen Einwandes zu verstehen, braucht man nur an die Verhältnisse bei *Drosophila* zu erinnern, wo einerseits die Lokalisationsbestimmung den direkten Nachweis einer Homologie oder Nicht-Homologie der betreffenden Gene zu erbringen vermag, und wo wir andererseits genügend Fälle phänotypischer Übereinstimmung bei verschiedenartiger genetischer Grundlage kennen, oder etwa an SÜFFERTS Nachweis, daß analoge Bildungen am Schmetterlingsflügel auf entwicklungsphysiologisch ganz verschiedenen Wegen zustande kommen können. Auf diesen Einwand ist folgendes zu erwidern: Entscheidend für die tatsächliche Prüfung unserer Fragestellung ist nicht der Nachweis, daß es sich bei den von uns in Betracht gezogenen Einzelbildungen um genetisch oder entwicklungsphysiologisch „homologe“ Bildungen handelt; eine solche Homologie ist sogar von vornherein überaus unwahrscheinlich. Vielmehr ist das Entscheidende die Möglichkeit, die betreffenden Einzelphänomene als selbständige Komponenten verschiedenartiger Gesamtbildungen, als »Elemente« sozusagen innerhalb dieser verschiedenenartigen morphologisch-physiologischen Gesamterscheinungen, kurz als kombinatorisch voneinander unabhängig auffassen zu können.

Dabei ist, um auf einen möglichen zweiten Einwand zu antworten, ein solches »Element« nicht notwendig als Ergebnis eines einzelnen Mutationsschrittes zu denken und derart in unsere späteren rechnerischen Ansätze einzusetzen. Es kann es sein, aber es muß es nicht sein. Vielmehr werden wir bei diesen Ansätzen mit all den Möglichkeiten zu rechnen haben, die — sagen wir bei der gedachten mutativen Entstehung einer Flügelreduktion — auch in genetisch einfachen Fällen gegeben sein können. Wir können und brauchen das heute noch nicht näher auszuführen, können auch auf das Literaturmaterial, aus dem wir u. a. die

Arbeiten von ASTAUROFF, KÜHN und HENKE, JOLLOS, PLOUGH und IVES anführen könnten, nicht näher eingehen, dürfen aber wenigstens daran erinnern, welche Mannigfaltigkeit von Bildungen des *Drosophila*-Flügels CSIK durch Kombinationen ganz weniger mutierter Gene erzielen konnte.

Schließlich, das sei ausdrücklich betont, behaupten wir nicht, daß gerade die im Vorhergehenden behandelten Merkmale, die ja sämtlich mehr oder weniger komplexen Charakters sind, mutativ entstanden seien, und wir behaupten auch nicht, daß sie sich auf kombinatorischem Wege zu Bildungen zusammengefügt hätten, die nun, nach womöglichster primärer ökologischer Indifferenz der ursprünglichen Komponenten⁴, Erhaltungswert für den betreffenden Organismus erlangt hätten; wir schreiben also nicht etwa Phänomene, deren Sammlung und vergleichende und experimentelle Aufbereitung ja erst im Anfang steht, schon eine bestimmte theoretische Deutung zu. Vielmehr sprechen wir immer nur von möglichen Voraussetzungen einer kombinatorischen Prüfung, deren Konsequenzen auf einem späteren Punkte unserer Untersuchung, wie wir hoffen, eine Entscheidung bringen werden: ob nämlich diese Voraussetzungen ausreichen, um jene Phänomene in ihrer phylogenetischen Entstehung voll verständlich zu machen, oder ob zu ihnen doch noch ein organisierendes Prinzip, welcher Art auch immer, hinzukommen muß.

Daß indes ein weiteres Vordringen in dieses Gebiet phylogenetisch junger spezialisierter Bildungen die Möglichkeiten für die Anwendung jener Voraussetzungen nicht einschränkt, sondern fortgesetzt erweitert, scheint uns der Mitteilungswert zu sein.

43. Vorträge, zu denen kein Manuskript eingegangen ist:

Herr Dr. C. R. BOETTGER (Berlin), Die europäischen Süßwasserschnecken der Gattung *Viviparus* und ihre erdgeschichtliche Bedeutung.

Herr Prof. O. MANGOLD (Erlangen), Die Rolle des Ektoderms in der Entwicklung der Larven von *Triton*.

⁴ Erst kürzlich hat F. VON WETTSTEIN wieder betont, daß wir an diese Möglichkeit ernsthaft denken müssen.

44. Satzungen und Geschäftsordnung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, E. V.

Angenommen am 3. 6. 1925 in Jena (Neudruck 1936).

§ 1. Der Verein führt den Namen »Deutsche Zoologische Gesellschaft« E. V. und hat seinen Sitz in Berlin.

§ 2. Die Deutsche Zoologische Gesellschaft verfolgt den Zweck, die zoologische Wissenschaft zu fördern, die gemeinsamen Angelegenheiten zu wahren und die persönlichen Beziehungen der Mitglieder zu pflegen.

§ 3. Die Mitglieder der Gesellschaft sind ordentliche, außerordentliche und Ehrenmitglieder.

Ordentliches Mitglied kann jeder werden, der als Forscher in irgendeinem Zweige der Zoologie hervorgetreten ist.

Außerordentliches Mitglied kann jeder Freund der Zoologie werden, erwirbt damit aber nur beratende Stimme.

Personen, welche sich besondere Verdienste um die zoologische Wissenschaft erworben oder die Zwecke des Vereins in hervorragender Weise gefördert haben, können vom Vorstande zum Ehrenmitgliede ernannt werden; es ist dazu ein einstimmiger Beschuß nötig.

§ 4. Anmeldungen zur Mitgliedschaft nimmt der Schriftführer entgegen. Der Vorstand entscheidet in zweifelhaften Fällen, ob die Bedingungen zur Aufnahme erfüllt sind.

§ 5. Jedes Mitglied zahlt in dem Geschäftsjahr (1. Januar bis 31. Dezember) den von der Mitgliederversammlung festgesetzten Jahresbeitrag.

Durch Zahlung von 200 RM. kann die lebenslängliche Mitgliedschaft erworben werden.

§ 6. Der Austritt aus der Gesellschaft erfolgt durch Erklärung an den Schriftführer oder durch Verweigerung der Beitragszahlung.

§ 7. Vorstand im Sinne des § 26 des BGB. ist der Schriftführer.

§ 8. Die Geschäfte der Gesellschaft werden von einem geschäftsführenden Vorstande geführt. Derselbe besteht aus: 1. einem Vorsitzenden, 2. drei stellvertretenden Vorsitzenden, sowie 3. einem Schriftführer. Der Vorsitzende oder sein Stellvertreter leitet die Versammlungen, beruft den Vorstand, so oft dies die Lage der Geschäfte erfordert, insbesondere soll er den Vorstand einberufen, falls zwei Mitglieder desselben dieses beantragen.

Die Einladungen zu den Vorstandssitzungen erfolgen schriftlich. Einer Mitteilung der Tagesordnung bedarf es nicht. Zur Beschußfähigkeit des Vorstandes ist die Anwesenheit von drei Mitgliedern erforderlich.

Die Beschlüsse werden nach Stimmenmehrheit gefaßt. Bei Stimmengleichheit entscheidet die Stimme des Vorsitzenden.

Der Schriftführer besorgt die laufenden Geschäfte, führt die Kasse der Gesellschaft und gibt den Bericht über die Versammlungen heraus. Er erhält für seine Tätigkeit nach dem Ermessen des Vorstandes ein Entgelt.

§ 9. Die Wahl des Vorstandes geschieht durch Zettelabstimmung der ordentlichen Mitglieder. Die Vorschläge für die nächste Vorstandswahl werden auf der vorhergehenden Jahresversammlung durch Abstimmung der anwesenden ordentlichen Mitglieder festgesetzt. Die Aufforderung zur Wahl sowie die Vorschläge haben in der Zeit vom 1. bis 15. Oktober jedes zweiten Jahres durch den Vorstand zu erfolgen.

Die Wahlzettel sind ohne Unterschrift bis zum 31. Dezember desselben Jahres an den Vorsitzenden einzusenden. Der Umschlag muß den Absender erkennen lassen.

Der Wahlzettel muß enthalten: 1. einen Namen für das Amt des Vorsitzenden und 2. drei Namen für die Ämter seiner drei Stellvertreter, 3. einen Namen für das Amt des Schriftführers. Diejenigen Mitglieder, auf welche die meisten Stimmen fielen, sind gewählt.

Bei Stimmengleichheit bei zwei oder mehreren der Gewählten entscheidet über deren Reihenfolge das Los.

Lehnen einer oder mehrere der Gewählten die Annahme der Wahl ab, so ist sofort für die Stelle der Ablehnenden eine Ersatzwahl anzuordnen, die innerhalb sechs Wochen vorzunehmen ist.

Das Wahlergebnis stellt der Vorsitzende in Gegenwart eines oder mehrerer Mitglieder der Gesellschaft fest; es wird unter Angabe der Stimmzahl im Vereinsblatt bekanntgegeben.

§ 10. Der neu gewählte Vorstand übernimmt die Leitung der Geschäfte, sobald seine Wahl entsprechend den Vorschriften des § 9 vollzogen ist. Bis dahin bleibt der frühere Vorstand im Amt.

§ 11. Die Amtsdauer des Vorstandes erstreckt sich auf zwei Kalenderjahre.

Während ihrer Amtszeit ausscheidende Vorstandsmitglieder werden vom Vorstande auf die Restzeit der Amtsdauer durch Zuwahl ersetzt.

Der Schriftführer ist unbeschränkt wieder wählbar. Der Vorsitzende kann nach Ablauf seiner Amtszeit während der nächsten zwei Wahlperioden nicht wieder Vorsitzender sein.

§ 12. Alljährlich soll eine Versammlung zur Abhaltung von Vorträgen und Demonstrationen, zur Erstattung von Referaten und zur Besprechung und Feststellung gemeinsam in Angriff zu nehmender Aufgaben stattfinden.

§ 13. Über jede Versammlung wird vom Schriftführer ein Bericht veröffentlicht. Von diesem erhält jedes Mitglied, welches die Jahresbeiträge durch eine einmalige Zahlung abgelöst oder seinen Jahresbeitrag gemäß § 5 entrichtet hat, ein Exemplar unentgeltlich.

§ 14. Die Jahresbeiträge dienen zunächst zur Bestreitung der Unkosten, welche aus den in den vorhergehenden Paragraphen aufgeführten Geschäften erwachsen.

§ 15. Der Rechnungsabschluß des Geschäftsjahres wird von dem Schriftführer der Jahresversammlung vorgelegt, welche auf Grund der Prüfung der Rechnung durch zwei von ihr ernannte Prüfer Beschuß faßt.

§ 16. Für alle geschäftlichen Veröffentlichungen der Gesellschaft dient der »Zoologische Anzeiger«.

§ 17. Anträge auf Abänderung der Satzungen müssen mindestens zwei Monate vor der Jahresversammlung eingebracht und spätestens einen Monat vor der Jahresversammlung den Mitgliedern besonders bekanntgemacht werden. Zur Annahme solcher Anträge ist Zweidrittelmehrheit der Anwesenden erforderlich.

§ 18. Wird ein Antrag auf Auflösung der Gesellschaft gestellt, so ist er vom Vorsitzenden zur schriftlichen Abstimmung zu bringen. Die Auflösung ist beschlossen, wenn $\frac{3}{4}$ aller Mitglieder dafür stimmen. Die darauffolgende letzte Jahresversammlung entscheidet über die Verwendung des Gesellschaftsvermögens.

Geschäftsordnung:

§ 1. Die Jahresversammlung der ordentlichen Mitglieder beschließt über Ort und Zeit der nächsten Versammlung. In Ausnahmefällen kann der Vorstand Ort und Zeit bestimmen.

Die Vorbereitung der Mitgliederversammlung und ihre Beauftragung besorgt der Vorstand. In dem Vereinsblatt findet die Veröffentlichung der Tagesordnung statt.

Die Beschlüsse der Mitgliederversammlung sind schriftlich aufzuzeichnen und von dem Vorsitzenden und dem Schriftführer zu unterschreiben.

§ 2a) Die Zahl der Vorträge soll nicht beschränkt sein. Der Anmeldetermin soll möglichst früh gelegt werden. Der Inhalt des Vortrages soll bei der Anmeldung kurz angegeben werden.

b) Es ist Pflicht jedes Vortragenden, aus Kollegialität die festgesetzte Redezeit nicht zu überschreiten.

c) Durch Zeichen ist der Redner einige Minuten vor der abgelaufenen Zeit zu mahnen.

d) Nach Ablauf der Redezeit soll das Wort entzogen werden.

e) Was schon im Druck erschienen ist, darf nicht vorgetragen werden. Was anderwärts in Druck gegeben, aber noch nicht erschienen ist, darf vorgetragen, aber zum Abdruck in den »Verhandlungen« bei vorhandenem Raume höchstens in Form eines ganz kurzen Referates eingereicht werden.

f) An Stelle von Vorträgen ohne allgemeinere Gesichtspunkte — Technisches, Vorzeigen von Tabellen, systematische Ausführungen — sollen Demonstrationen treten. Ihre Wiedergabe mit Abbildungen (Strichzeichnungen) soll in den »Verhandlungen« ermöglicht werden.

g) Es sollen möglichst keine Parallelsitzungen stattfinden.

h) Die Vorträge sollen von dem Vorsitzenden nach stofflichen Gesichtspunkten auf die Sitzungen verteilt werden.

i) Eventuelle Parallelvorträge und Demonstrationen sollen deutlich und rechtzeitig kenntlich gemacht werden.

k) Bei Zeitmangel sollen größere gesellschaftliche Veranstaltungen, um das sachliche Programm in Ruhe abwickeln zu können, eingeschränkt werden.

§ 3. Der Bericht »Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft« enthält die geschäftlichen Mitteilungen und die Vorträge. Zulässiger Höchstumfang und Ausstattung der Vortragsberichte werden vom Vorstand nach den verfügbaren Mitteln bestimmt.

Die Manuskripte über die Vorträge müssen spätestens 14 Tage nach Schluß der Versammlung an den Schriftführer eingereicht werden. Über jeden Vortrag soll vom Redner berichtet werden, wenn auch nur in einem kurzen Auszug.

Der Verfasser erhält 75 Sonderdrucke frei, weitere 125 zu Herstellungskosten.

§ 4. Der Vorstand hat mindestens ein Mitglied zu einem Referat aufzufordern.

45. Vorstand, Mitgliederverzeichnis, Postscheckkonto.

Vorstand bis 31. Dezember 1937.

Vorsitzender: Prof. Dr. E. MATTHES, Greifswald, z. Z. Coimbra.

1. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. W. J. SCHMIDT, Gießen
(Geschäftsführender Vorsitzender).

2. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. A. HASE, Berlin-Dahlem.

3. stellvertretender Vorsitzender: Prof. Dr. A. KÜHN, Göttingen.

Schriftführer: Prof. Dr. C. APSTEIN, Berlin.

Verzeichnis der Mitglieder 1936.¹

* = lebenslängliches Mitglied.

Die hinter dem Namen stehenden Zahlen bedeuten das Jahr des Eintritts. (Etwaige Fehler sowie Änderungen von Adressen bittet der Schriftführer dringend, ihm sofort mitzuteilen.)

A. Ehrenmitglieder.

*GROBBEN, Hofrat, Prof. Dr. C. (1890) Wien XVIII, 1, Sternwarte-
straße 49.

*HERTWIG, Geh.-Rat Prof. Dr. R. (1890) München, Tengstr. 17.

*KORSCHELT, Geh.-Rat, Prof. Dr. E. (1891) . . . Marburg a. Lahn, Zool. Inst.
SPEMANN, Geh. Rat Prof. Dr. Hans (1900) . . . Freiburg i. Br., Goethestr. 53.

B. Ordentliche Mitglieder.

*AHL, Dr. E. (1923) Berlin N 4, Invalidenstr. 43,
Zool. Museum.

AHRENS, Dr. W., Privatdoz. (1936) Jena, Zool. Inst.

*ALVERDES, Prof. Dr. Fr. (1913) Marburg a. Lahn, Zool. Inst.
ANDERSEN, Prof. Dr. Karl (1923) Landw. Hochschule Weißen-
stephan (München).

ANKEL, Dr. W. E., Privatdozent (1924) Gießen, Zool. Institut.

APSTEIN, Prof. Dr. Carl (1897) Berlin N 4, Zool. Institut,
Invalidenstr. 43.

*ARMBRUSTER, Prof. Dr. Ludw. (1913) Berlin-Dahlem.

*ARNDT, Prof. Dr. Walter (1921) Berlin N 4, Zool. Museum,
Invalidenstr. 43.

¹) Abgeschlossen am 1. September 1936.

*ASSMUTH, Rev. Dr. Joseph, Fordham Univ. (1909)	New York City.
AUERBACH, Prof. Dr. Max, Techn. Hochschule, Dir. Landessamml. Naturk. (1911)	Durlach (Baden), Bergwald- straße 10.
AUTRUM, Dr. Hansjochem (1931)	Berlin N 4, Invalidenstr. 43, Zool. Inst.
BALSS, Prof. Dr. H., Hauptkonservator der Zool. Samml. (1909)	München 2 M, Neuhauser Straße 51.
*BALTZER, Prof. Dr. F. (1908)	Bern, Zoolog. Inst., Mulden- straße 8.
BAUER, Dr. Hans (1934)	Berlin-Dahlem, Kaiser- Wilhelm-Inst. Biol., Boltz- mannstr. 2.
BEHNING, Prof. Dr. Arvid (1923)	Leningrad, Zool. Inst. d. Akad. d. Wiss.
VAN BEMMELLEN, Prof. Dr. J. F. (1912)	'sGravenhage, Ballistraat 97.
BENICK, Ludwig, Konservator (1921)	Lübeck, Naturhist. Mus.
BERGER, Dr. Kurt (1933)	Leipzig N 22, Weinligstr. 14.
BEUTLER, Fr. Dr. Ruth, Privatdoz. (1923)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
BEYER, Dr. Helmut, Prov. Mus. Naturk. (1929) .	Münster (Westf.), Zool. Garten.
BISCHOFF, Prof. Dr. Hans, Kustos (1921)	Berlin N 4, Zool. Museum, Invalidenstr. 43.
BODENHEIMER, Prof. Dr. Friedrich Simon (1930)	Jerusalem, Univ.
BÖHM, Prof. Dr. L. K., Inst. allg. Zool. Paras. (1926)	Wien III, Tierärztl. Hochsch.
*BÖHMIG, Prof. Dr. L.	Graz.
BÖRNER, Dr. C., Ober-Regierungsrat (1908)	Naumburg a. Saale, Jenaer Straße 32.
BOETTGER, Dr. Caes. R., Major, Privatdoz. (1931)	Berlin-Friedenau, Wieland- straße 38.
v. BOETTICHER, Dr. Hans, Dir. Mus. (1928)	Coburg, Hofgarten 6.
*BORGERT, Prof. Dr. A. (1896)	Bonn, Kaufmannstr. 45.
Boušek, Prof. Dr. R. M., Oberrealschule (1920)	Tábor, Vodárenska 856, Tschechoslowakei.
BOZLER, Prof. Dr. Emil, Privatdoz. (1924)	Philadelphia.
BRAMSTEDT, Dr. F. (1934)	Marburg a. Lahn, Lahnstr. 4.
v. BRAND, Dr. Frh. Theodor (1925)	Kopenhagen, Zoophysiol. Inst., Juliane Maries Vej 32 (Ama- liengade 34 ^{IV}).
*BRANDES, Prof. Dr. G. (1891)	Dresden.
BREIDER, Dr. Hans, Kaiser-Wilhelm-Inst. Züch- tungsforsch. (1934)	Müncheberg, Mark.
BREITFUSS, Prof. Dr. Leonid (1933)	Berlin N 4, Zool. Mus., Inva- lidenstr. 43.
BROCK, Dr. Friedrich, Privatdoz., Inst. Umwelt- forsch. (1930)	Hamburg 36, Tiergartenstr. 1.

BROHMER, Prof. Dr. P., Doz. Biol. Pädagog. Ak. (1923).	Kiel, Rankestr. 11.
*BRÜEL, Prof. Dr. L. (1899)	Halle a. Saale, Zool. Inst., Domplatz 4.
BRUNNER, Frl. Dr. Gertrud (1936)	München 2 NW, Luisestr. 14, Zool. Inst.
BRUNNMÜLLER, Frl. Dr. Emma (1929)	Wien 18, Herbeckstr. 124.
BUCHNER, Prof. Dr. P. (1911)	Leipzig C 1, Zool. Inst., Tal- straße 33.
v. BUDDENBROCK, Prof. Dr. W. (1917)	Halle a. Saale, Zool. Inst., Domplatz 4.
BÜCKMANN, Dr. Adolf, Ass., Biol. Anst. (1923)	Helgoland.
*BUSCH, Dr. Werner, Stadtarzt (1908)	Magdeburg, Werner-Fritze- Straße 8.
*CORI, Prof. Dr. C. J., Zool. Inst. Deutsche Univ. (1891).	Prag II, 1594, Weinbergg. 3.
*DAMPF, Dr. A., Regierungsentomologe (1912) .	Mexiko D. F., Apart Do. 2801.
DATHE, Heinrich, cand. (1936)	Leipzig C 1, Talstr. 33, Zool. Institut.
DEEGENER, Prof. Dr. P. (1902)	Berlin N 4, Zool. Inst., Inva- lidenstr. 43.
DENZER, Dr. Hans Werner, Reichsfachschafts- leiter Biol. (1935)	Berlin N 4, Zool. Inst., Inva- lidenstr. 43.
DIEBSCHLAG, Dr. Emil (1934)	Marburg a. Lahn, Zool. Inst.
DIETZEL, Frl. Dr. Helene (1934)	Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
DINGLER, Prof. Dr. Max, Forstinst. (1928) .	Gießen, Plockstr. 13/3.
DOHRN, Prof. Dr. Reinhard (1907)	Neapel, Acquario, Stazione Zoolo- gica.
DOTTERWEICH, Dr. Heinz, Privatdoz., Zool. Inst. Techn. Hochsch. (1929)	Dresden-A., Bismarckplatz.
*DRIESCH, Prof. Dr. Hans (1890)	Leipzig, Universität.
DROST, Prof. Dr. Rud. (1923)	Helgoland, Biol. Anst. Vogel- warte.
DÜRKEN, Prof. Dr. B. (1914)	Breslau 16, Inst. Entw.-mech. Vererb., Auenstr. 4.
DUSPIVA, Dr. Franz (1935)	Wien I, 1. Zool. Inst. Univ.
*ECKSTEIN, Geh.-Rat Prof. Dr. K. (1890) . . .	Berlin-Wilmersdorf, Güntzel- straße 59.
EGGERS, Prof. Dr. Friedr. (1922)	Kiel, Zool. Inst., Hegewisch- straße.
EGGERT, Dr. Bruno, Privatdoz. (1931)	Tübingen, Zool. Institut.
EIDMANN, Prof. Dr. H. (1923)	Hann.-Münden, Forstl. Hoch- schule.
EISENTRAUT, Dr. M. (1920)	Berlin N 4, Zool. Mus., Inva- lidenstr. 43.
ELSTER, Dr. Hans-Joachim (1935)	Langenargen a. Bodensee, Inst. Seenforsch.

*VAN EMDEN, Dr. Fritz (1923)	Dresden-A. 46, Keppgrundstraße 18.
ENTZ, Prof. Dr. Géza jr. (1912)	Tihany (Ungarn), Biologiei Intezet.
ERDMANN, Dr. Kurt (1934)	Greifswald, Pharmokol. Institut. Langeführstr. 23a.
ERDMANN, Dr. W. (1931)	Hamburg 5, Kirchenstr. 47, Fischereiobiol. Inst.
*ERHARD, Prof. Dr. Hub. (1911)	Freiburg (Schweiz), Zool. Inst.
ESCHERICH, Geh.-Rat Prof. Dr. K., Institut f. angewandte Zoologie (1899)	München, Amalienstr. 52.
EVENIUS, Dr. J. (1925)	Stettin, Landwirtschaftskammer, Werderstr. 32.
FARKAS, Prof. Dr. B. (1927)	Szeged, System. Zool. Inst.
FEUERBORN, Prof. Dr. H. J. (1923)	Freiburg i. Br., Forstzool. Inst.
FISCHEL, Dr. Werner (1928)	Münster, Westf., Zool. Gart.
FISCHER, Prof. Dr. F. C., Chem. Inst.	Freiburg i. Br., Burgunderstraße 30.
FISCHER, Fr. Dr. Ilse (1934)	Berlin NW 7, Charité, Path. Inst., Abt. Exper. Zellforsch.
*FLEISCHMANN, Prof. Dr. A. (1903)	Erlangen, Zool. Inst.
FRAENKEL, Dr. Gottfried (1930)	London W C 1, Dep. Zool. Univ. Coll., Gower St.
v. FRANKENBERG, Dr. G., Dir. Mus. a. D. (1921)	Hannover, Wiesenau 16.
FRANZ, Dr. G. (1936)	München 2 NW, Luisenstr. 14, Zool. Inst.
*FRANZ, Prof. Dr. Viktor (1907)	Jena, Zool. Institut
FRENZEL, Dr. Gerhard, Ass. Zool. Mus. (1936)	Breslau 1, Sternstr. 21.
FREUDENSTEIN, Dr. K., Lehranst. Bienenzucht (1929)	Mahrburg a. Lahn, Zool. Inst.
*FREUND, a. o. Prof. Dr. Ludwig, Hygien. Inst. (1906)	Prag II, Preslova 7.
FRIEDERICH, Prof. Dr. Karl, Reg. und Ökonomierat a. D. (1907)	Rostock, Prinz-Friedrich-Karl-Straße 6.
FRIEDRICH, Dr. Herrmann, Privatdoz. (1936) .	Kiel, Hegewischstr., Zool. Inst.
FRIEDRICH-FREKSA, Dr. Hans (1936)	Tübingen, Zool. Inst.
FRIELING, Dr. H., Zool. Staatssamml. (1933) .	München 2 M, Neuhauser Str. 51.
*FRIESE, Prof. Dr. H. (1890)	Schwerin i. M., Kirchenstr., Friesenhaus.
*v. FRISCH, Prof. Dr. K. (1911)	München 2 NW., Zool. Inst., Luisenstr. 14.
GEBBING, Dr. J. (1923)	Leipzig, Pfaffendorfer Str. 29.
GEIGY-RACINE, Dr. Rudolf, Ass. (1931)	Basel, Zool. Anst.
GEINITZ, Prof. Dr. Bruno (1922)	Freiburg i. Br., Inst. Bienenk.
v. GELEI, Prof. Dr. J. (1925)	Szeged, Zool. Inst., Tisza-Lajos-Körut 6 (Ungarn).
GERHARDT, Prof. Dr. Ulrich (1905)	Halle a. Saale, Anat.-Physiol. Inst., Wilhelmstr. 27/28.

GERSCHE, Dr. Manfred, Ass. (1936)	Leipzig C 1, Talstr. 33, Zool. Institut.
*GIERBERG, Prof. Dr. Hermann (1921)	Frankfurt a. M., Zool. Inst., Viktoria Allee 5.
GÖNNERT, Dr. R., Tropeninst. (1935)	Hamburg 4, Bernhard-Nocht-Straße 74.
GOETSCH, Prof. Dr. Wilh. (1922)	Breslau 1, Zool. Inst., Sternstraße 21.
GOFFAERT, Dr. H., Biol. Reichsanst. (1926)	Kitzeberg b. Kiel.
*GOLDSCHMIDT, Prof. Dr. R., Dep. Zool.	Berkeley, Kalifornien.
GOTTSCHEWSKI, Dr. Georg (1935)	Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilh.-Inst. Biol.
GRAUPNER, Dr. Heinz (1927)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
*GRUBER, Geh. Hofrat Prof. Dr. A. (1890)	Schachen b. Lindau a. Bodensee, Lindenhof
GRÜNEBERG, Dr. Hans (1931)	London, Univ. Coll., Dep. Zool.
*GUENTHER, Prof. Dr. Konrad (1903)	Freiburg i. Br., Neumattenstraße 15.
HADORN, Dr. Ernst (1936)	Bern, Muldenstr. 8, Zool. Inst.
HÄMMERLING, Dr. J., Privatdoz., Kaiser-Wilhelm-Inst., Biol. (1928)	Berlin-Dahlem, Boltzmannstr.
HAEMPEL, Prof. Dr. Oskar, Vorst. Lehrkanzel, Hydreb. Fischerei, Hochsch. Bodenkultur (1928)	Wien XIX, Nedeagasse 12.
HÄNEL, Dr. Herbert, Ass. (1933)	Leipzig C 1, Zool. Inst., Talstraße 33.
v. HAFFNER, Prof. Dr. Konst., Kustos Zool. Inst. (1922)	Hamburg I, Steintorwall.
*HAGMANN, Dr. Gottfried (1909)	Faz. Taperinha, Santarém (Para), Brasil.
*HAGMEIER, Prof. Dr. A., Direktor Biol. Anst. (1920)	Helgoland.
*HAMBURGER, Fr. Dr. Clara (1906)	Heidelberg.
HANIEL, Dr. Curt (1928)	München, Pienzenauer Str. 38.
*HARMS, Prof. Dr. Jürgen W. (1908)	Jena, Zool. Inst.
HARNISCH, Prof. Dr. Otto (1924)	Kiel, Zool. Inst., Hegewischstr. 3
*HARTMANN, Prof. Dr. M., Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie (1902)	Berlin-Dahlem, Boltzmannstraße 2.
HASE, Prof. Dr. Albrecht, Biol. Reichsanst. (1902)	Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19.
*HATSCHEK, Hofrat, Prof. Dr. B. (1891)	Wien, VIII, Lange Gasse 8.
HEBERDEY, Dr. Rudolf F., Privatdoz. (1929) . .	Graz, Zool. Inst., Univ.-platz 2.
HEBERER, Dr. Gerhard, Privatdoz. (1923)	Tübingen, Zool. Inst.
HECHT, Dr. Otto, Agric. exper. Stat. (1924)	Rehoboth b. Tel Aviv, Palästina.
HECK, Dr. Lutz, Direktor (1921)	Berlin W 62, Zool. Garten, Budapest Str. 9.

HEDICKE, Dr. Hans (1925)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
HEIDERMANNS, Prof. Dr. Curt (1929)	Bonn, Zool. Inst.
HEINZE, Dr. Kurt, Biol. Reichsanst., Abt. Physiol. Bot. (1936)	Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19.
*HEMPELMANN, Prof. Dr. F. (1905)	Leipzig, Zool. Inst., Talstr. 33.
HENKE, Dr. Karl, Privatdoz. (1925)	Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilh.-Inst. Biol., Boltzmannstr. 2.
*HENKING, Geh.-Rat Prof. Dr. (1890)	Bad Gr.-Koserow, Pomm. Land.
HENTSCHEL, Prof. Dr. E. (1912)	Hamburg I, Zool. Inst. u. Mus., Steintorwall.
HERBST, Prof. Dr. C. (1914)	Heidelberg, Zool. Inst.
HERFS, Dr. Adolf (1922)	Leverkusen b. Köln, Auf d. Kahlberg 8.
HEROLD, Dr. W. (1912)	Swinemünde, Göringstr. 8.
HERRE, Dr. Wolf, Privatdoz. (1934)	Halle a. Saale, Wucherstr. 77.
HERTER, Prof. Dr. Konrad (1921)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
HERTLING, Dr. Helmuth, Kustos d. Biol. Anst. (1921)	Helgoland.
HERTWIG, Frl. Prof. Dr. Paula (1926)	Berlin-Grunewald, Wangenheimstr. 28.
HERTZ, Frl. Dr. Mathilde (1928)	Cambridge (England) Zool. Labor.
HESSE, Prof. Dr. Erich, Kustos (1920)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.
HESSE, Prof. Dr. R. (1898)	Berlin-Frohnau, An d. Buche 2.
*HEYMONS, Prof. Dr. Richard (1892)	Berlin N 4, Landwirtschaftl. Hochsch., Invalidenstr. 42.
*HILZHEIMER, Prof. Dr. M. (1906)	Berlin-Charlottenburg, Osna-brücker Str. 17.
HIMMER, Dr. A. (1922)	Erlangen, Anstalt Bienenzucht.
*HIRSCH-SCHWEIGER, Dr. Erwin (1913)	Altona.
HIRSCH, Dr. Gottwalt Ch. (1922)	Utrecht, Zool. Labor., Abt. exper. Histol., Janskerkhof 3.
HOFFMANN, Prof. Dr. Hans (1921)	Jena, Zool. Inst.
*HOFFMANN, Prof. Dr. R. W. (1899)	Göttingen, Zool. Inst.
v. HOLST, Dr. Erich (1934)	Berlin N 4, Invalidenstr. 43, Zool. Inst.
HOLTFRETER, Privatdoz., Dr. Johannes (1929) .	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
*HOLTZINGER-TENEVER, Hans (1913)	Oldenburg, Holtzingerstr. 4.
ILSE, Frl. Dr. Dora (1929)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
JACOBI, Prof. Dr. Arnold (1901)	Dresden-A., Zwinger.
JACOBS, Dr. Werner (1925)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.

JANISCH, Reg.-Rat Dr. Ernst, Biol. Reichsanstalt (1924).	Berlin-Dahlem, Königin-Luisestraße 19.
JAPHA, Prof. Dr. Arnold (1907)	Halle a. Saale, Schwuchtstr. 17.
JOLLOS, Prof. Dr. Victor (1911)	Madison (Wis.), Zool. Laborat.
*JORDAN, Prof. Dr. H. J. (1902)	Utrecht, Labor. Vgl. Physiol., Alex. Numankade 89.
*JORDAN, Dr. K., Zool. Mus. (1901)	Tring, Herts (England).
JOSEPH, Prof. Dr. H. (1924)	Wien I, 2. Zool. Inst., Univ.
JUNG, Cand. Kurt (1935)	Hanau (Main), Jahnstr. 6.
JUST, Prof. Dr. Günther (1921)	Greifswald, Inst. menschl. Vererb. Eugenik, Stralsunder Straße 10.
KAHMANN, Dr. Hermann, Privatdoz. (1935)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
*V. KENNEL, Prof. Dr. J., Wirkl. Staatsrat, Exz. (1891).	München-Waldtrudering, Usambarastr. 10.
KERR, Prof. Dr. Sir Graham (1925)	Glasgow, University.
KESSEL, Dr. Erwin (1936)	Gießen, Zool. Inst.
KIESSELBACH, Dr. Anton (1933)	Greifswald, Inst. Entw. mech., Stralsunder Str. 10.
*KLÄTT, Prof. Dr. Berthold (1920)	Hamburg 1, Zool. Inst., Mus. Steintorwall.
KOCH, Dr. Anton (1924)	Breslau 1, Zool. Inst., Sternstraße 21.
*KÖHLER, Prof. Dr. Aug. (1892)	Jena, Roonstr. 9.
*KOEHLER, Prof. Dr. Otto (1914)	Königsberg i. Pr., Zool. Inst., Sternwartestr. 1.
KÖHLER, Dr. Wilhelm, Ass. (1935)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstraße 14.
*KÖNIG, Geh.-Rat Prof. Dr. Al. (1890)	Bonn, Koblenzer Str. 164.
*KOLBE, Prof. H. J. (1892)	Berlin-Lichterfelde W, Steinäckerstr. 12.
KOLLER, Prof. Dr. Gottfried (1925)	Woosung near Shanghai, Tungchi Univ., Zool. Inst.
KONSULOFF, Prof. Dr. Stefan (1921)	Sofia, Zool. Inst., Oberischtestraße 11.
KOSSWIG, Prof. Dr. Curt (1928)	Braunschweig, Techn. Hochsch. Inst. allgem. Biol.
KRÄMER, Prof. Dr. Augustin (1935)	Stuttgart, Mohlstr. 1.
KRIEG, Prof. Dr. Hans, Dir. Zool. Staatssammlung (1928)	München 2 M, Neuhauser Str. 51.
KRIMMEL, Dr. Otto, Prof. am Höh. Lehrerinnen-seminar (1908)	Stuttgart, Neckarstr. 39A.
KRÖNING, Prof. Dr. Friedr. (1922)	Göttingen, Zool. Inst.
KRÜGER, Dr. Fr., Zool. Inst. (1928)	Münster.
KRÜGER, Prof. Dr. Paul (1911)	Heidelberg, Zool. Inst.
KRUMBIEGEL, Dr. Ingo (1929)	Dresden, Zool. Garten.

*KÜHN, Prof. Dr. A. (1908)	Göttingen, Zool. Inst.
*KÜNKEL, Prof. Carl, Schulkommissär (1900) . .	Heidelberg, Mittelstr. 44.
KÜNNE, Dr. Clemens (1928)	Helgoland, Biol. Anst.
*VON KÜNSSBERG, Freifrau Dr. Katharina (1910)	Heidelberg, Bergstr. 53.
KUHL, Dr. Willi, Privatdoz. (1923)	Frankfurt a. M., Zool. Inst., Viktoriaallee 5.
KUHN, Prof. Dr. Otto (1922)	Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
KUMMERLÖWE, Dr. Hans, Zool. Mus. (1929) . .	Dresden-A., Zwinger.
KUNTZEN, Prof. Dr., Kustos (1921)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invali- denstr. 43.
*LANDAUER, Dr. Walter (1922)	Storrs, Agric. Exper. Stat., Connecticut.
*LAUTERBORN, Prof. Dr. R. (1895)	Freiburg i. Br.
LEBEDINSKY, Prof. Dr. N. G., Vgl. anat.-exper- zool. Inst. (1924)	Riga (Lettland), Albertstr. 10.
LEHMANN, Dr. F. E. (1926)	Bern, Zool. Inst., Muldenstr. 8.
LEHMENSICK, Dr. R. Paras.-Labor. (1929) . .	Bonn, Endenicher Allee 19.
LEIBER, Prof. Dr. A. (1903)	Heidelberg-Handschuhsheim, Rohloch 19.
LEINER, Dr. Michael, Studienrat (1932)	Bremen, Carlshafener Str. 59.
LEISEWITZ, Prof. Wilhelm, Hauptkonservator, Abteilungsleiter (1928)	München 25, Wolfratshauser Straße 17/6.
v. LENGERKEN, Prof. Dr. H. (1917)	Berlin N 4, Landwirtsch. Hoch- schule, Invalidenstr 42.
LENZ, Prof. Dr. Fr., Hydrob. Anst. (1923) . .	Plön.
v. LINDEN, Gräfin Prof. Dr. Maria (1902) . .	
LINDNER, Dr. Erwin (1922)	Stuttgart O, Naturaliensammlung, Archivstr. 3.
LINKE, Dr. Otto (1933)	Wilhelmshaven, Inst. Sencken- berg a. Meer.
LISSNER, Dr. Helmuth, Fischerei- biol. Abt. d. Zool. Mus. (1922)	Hamburg 5, Kirchenallee 47.
LIST, Prof. Dr. Th., Mus. u. Technische Hoch- schule (1903)	Darmstadt, Stiftstraße 29.
*LÖHNER, Prof. Dr. Leop., Physiol. Inst. (1912) .	Graz, Harraschg. 21.
LOEWENTHAL, Dr. Hans (1922)	Berlin-Schöneberg, Martin- Luther-Straße 45.
LORENZ, Dr. Konrad (1935)	Altenberg, Post Greifenstein, Nied.-Österreich.
LUDWIG, Dr. Wilhelm, Privatdoz. (1926)	Halle a. Saale, Zool. Inst., Domplatz 4.
LÜTTSCHWAGER, Dr. H. (1925)	Zoppot bei Danzig, Kollath- straße 7.
LUTHER, Prof. Dr. Alex., Vorst. Zool. Stat. Tvär- minde (1926)	Helsingfors, Djurgårdsvillan 8.
LUTHER, Dr. W. (1934)	Erlangen, Zool. Inst.
MAHDIHASSAN, S. (1936)	Gießen, Zool. Inst.
*MANGOLD, Prof. Dr. Otto (1922)	Erlangen, Zool. Inst.

Marcus, Prof. Dr. E. (1919)	São Paulo, Inst. Zool., Caixa postal 2926.
MARTIN, Geh.-Rat, Prof. Dr. Paul (1902)	Gießen, Tieranatomie.
*MARTINI, Prof. Dr. E. (1906)	Hamburg 4, Tropeninstitut, Bernhard-Nocht-Str. 74.
MASSLOW, Dr. Alexander W., Biol. Labor. Med. Inst. (1931)	Charborowsk.
MATTES, Prof. Dr. Otto (1929)	Marburg a. Lahn, Zool. Inst.
MATTHES, Prof. Dr. E. (1921)	Greifswald, Zool. Inst., Bismarckstraße 11/12, z. Z. Coimbra, Mus. Labor. Zool.
*MATZDORF, Prof. Dr. C., Oberstudiendirektor (1891)	Berlin-Niederschönhausen, Lindenstr. 36.
MAYER, Dr. Bernhard, Ass. (1935)	Freiburg i. Br., Zool. Inst.
MAYR, Dr. Ernst (1926)	New York, American Mus.
MEISE, Dr. Wilhelm (1928)	Dresden-A., Zool. Mus., Zwinger.
MENNER, Dr. E., Ass. (1935)	Halle a. Saale, Zool. Inst., Domplatz 4.
MERKER, Prof. Dr. Ernst (1921)	Gießen, Zool. Inst.
MERTENS, Dr. R., Privatdoz. (1921)	Frankfurt a. M., Senckenberg-Mus., Viktoriaallee 7.
*MERTON, Prof. Dr. Hugo (1907)	Heidelberg, Philosophenweg Nr. 11.
*MEYER, Prof. Dr. Adolf, Bibliotheksrat und Privatdozent (1921)	Altona-Blankenese, Elbchaussee 95.
MEYER, Dr. Anton (1934)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
MEYER, Dr. Eckart, Inst. Pfanzenkrankh. (1933)	Bonn a. Rh., Nußallee 9.
MEYER, Dr. Erich (1929)	Leipzig N 22, Kanalstr. 1.
*MICHAELSEN, Prof. Dr. W. (1897)	Hamburg I, Zool. Inst. u. Mus., Steintorwall.
MILOJEVIĆ, Prof. Borivoje D. (1923)	Belgrad (Jugoslavia), Nemanjina ul 16.
MOHR, Fr. Erna (1917)	Hamburg I, Zool. Mus., Stein- torwall.
MORTIMER, Dr. Clifford H. (1935)	Wray Castle, Nr. Ambleside, Westmorland (England).
MOSEBACH-PUKOWSKI, Fr. Dr. Erna (1933) . . .	Breslau 10, Friesenstr. 29.
MOSER, Frau Dr. F. Hoppe (1911)	München, Franz-Joseph-Str. Nr. 19.
*MOSER, Prof. Dr. Joh. (1919)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.
MUDROW, Fr. Dr. Lilly (1933)	Greifswald, Arndtstr. 7.
*MÜLLER, Geh.-Rat Prof. Dr. W. G. (1892) . . .	Greifswald, Roonstr. 3.
MÜLLER, Dr. Herb. Const. (1914)	Bombay, Brit.-Indien, Post Box 991.

MÜLLER, Prof. Lorenz, Hauptkonservator, Zool. Sammlung (1928)	München 39, Kratzerstr. 16.
MURR, Dr. Erich, Privatdoz., Landw. Hochsch. (1926)	Berlin-Zehlendorf, Riemeister- straße 144.
MUTSCHELLER, Dr. Fr. (1928)	Heidelberg.
*NACHTSHEIM, Prof. Dr. H., Inst. Vererbungs- forsch. (1913)	Berlin-Dahlem, Schorlemer Allee.
*NERESHEIMER, Dr. Eugen, Abt.-Vorstand an der Landw. Chem. Versuchsstat. (1903)	Wien IX, Borschkegasse.
NEU, Dr. Wolfgang, Zool. Inst., Mus. (1932) . .	Stambul (Türkei).
*NIEDEN, Dr. Fritz (1909)	Schmalkalden (Thür.), Joha- nengasse 13.
NIETHAMMER, Dr. Günther (1934)	Berlin-Grunewald, Hagen- straße 77a.
*NOWIKOFF, Prof. Dr. M. (1923)	Prag II, U. Karlowa 3.
*OKA, Prof. Dr. Asajiro (1896)	Tokio, Kawada-mati, Usigome.
OKA, Dr. Hidemiti (1929)	Tokio, Zool. Laborat. Univ.
OSTERWALD, Cand. Hans (1923)	Halle a. Saale, Schwimmer- weg 34.
PANDAZIS, Dr. Georg (1928)	Athen, Piräusstr. 24.
PANNING, Dr. A. (1933)	Hamburg 1, Zool. Inst., Stein- torwall.
*PAPPENHEIM, Prof. Dr. P. (1906)	Berlin N 4, Zool. Mus., Inva- lidenstr. 43.
PARISER, Frl. Dr. Käte (1921)	Madrid 6, Mus. nacional. Labor. Biol. (?)
PAX, Prof. Dr. Ferd. (1924)	Breslau 1, Zool. Institut, Stern- straße 21.
PENNERS, Prof. Dr. Andreas (1921)	Würzburg, Zool. Inst., Rönt- genring 10.
PETERS, Dr. Hans (1933)	Münster i. Westf., Zool. Inst.
PETERS, Dr. Nic. (1929)	Hamburg I, Zool. Mus., Stein- torwall.
PETZOLD, Frl. Dr. Wiltrud (1928)	Falkenau b. Flöha (Sachsen).
PFLUGFELDER, Dr. Otto, Privatdoz. (1935) . .	Jena, Zool. Inst.
PINTNER, Prof. Dr. Th. (1912)	Wien I, Zool. Inst. Univers.
*PLATE, Prof. Dr. L. (1890)	Jena, Zool. Inst.
PLEHN, Frau Prof. Dr. Marianne, Biolog. Ver- suchsanstalt für Fischerei (1921)	München 2 NO 6, Veterinär- straße 6.
*POCHE, Dr. Franz, Kustos (1911)	Wien I, Naturhist. Museum, Zool. Abt., Burgring 7.
POHLE, Prof. Dr. Hermann (1921)	Berlin N 4, Zool. Mus., Inva- lidenstr. 43
POPOFF, Prof. Dr. Methodi (1935)	Sofia, Biol. Inst., Postfach 330.
PORTMANN, Prof. Dr. Adolf (1931)	Basel, Zool. Anstalt.
*PRATJE, Prof. Dr. Andre, Konservator (1921) .	Erlangen, Anatom. Anstalt.

*PRELL, Prof. Dr. H., Zool. Inst., Forstl. Hochschule (1908).	Tharandt.
PRELL, Frau Dr. A. (1921)	Tharandt.
RAĐOVANOVIC, Dr. M. (1935)	Serajewo (Jugoslaw.), Mus.
RAHM, Prof. Dr. Gilbert (1921)	Freiburg (Schweiz), Zool. Inst.
RAMME, Prof. Dr. W. (1922)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.
RAMMNER, Dr. W. (1926)	Leipzig N 26, Fuchs-Nordhoff-Straße 90.
RAUTHER, Prof. Dr. Max (1905)	Stuttgart O, Württ. Naturaliensammlung, Archivstr. 3.
REBEL, Hofrat Prof. Dr. Hans, Dir. Zool. Abt., Naturhist. Mus. (1927)	Wien I, Burgring 7.
REIBISCH, Prof. Dr. J. (1907)	Kiel, Feldstr. 96.
REICH, Dr. Hans (1934)	Stettin 1, Frauenstr. 29.
REICHENOW, Prof. Dr. Eduard (1912)	Hamburg 4, Tropeninstitut, Bernhard-Nocht-Str. 74.
*REICHENSPEGER, Prof. Dr. A. (1911)	Bonn, Zool. Inst.
REINIG, Dr. W. F., Wiss. Hilfsarb. preuß. Akad. Wiss. (1930)	Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstr. 43.
REISINGER, Prof. Dr. Erich (1927)	Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
REITH, Dr. F., Inst. Entw.-mech. Vererb. (1928)	Breslau 16, Auenstr. 4.
REMANE, Prof. Dr. Adolf (1921)	Kiel, Zool. Inst., Hegewischstr.
*RENGEL, Prof. Dr. C. (1900)	Woltersdorf bei Erkner, Kalkseestraße 14.
RENSCH, Dr. Bernh. (1923)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.
*RHUMBLER, Prof. Dr. L. (1893)	Hann.-Münden, Veckerhagener Straße 73.
RIETSCHEL, Dr. P. E., Ass., Zool. Inst. (1933)	Frankfurt a. M., Viktoriaallee.
RIES, Dr. Erich (1930)	Leipzig C 1, Zool. Inst., Talstraße 33.
ROCH, Dr. Felix (1925)	Berlin-Lankwitz, Bruchwitzstraße 26a.
RÖSCH, Dr. G. A., Privatdoz. (1924)	Hohenheim b. Stuttgart, Landw. Hochschule.
ROSENWALD, Dr. Kurt (1928)	?
*v. ROTHSCHILD, Lord Dr. W. (1900)	Tring. Herts (England).
ROTMANN, Dr. Eckhard (1931)	Köln, Eifelplatz, Zool. Inst.
v. SAALFELD, Dr. E., Ass. (1936)	München 2 NW, Luisenstr. 14, Zool. Inst.
*SARASIN, Dr. Fritz (1890)	Basel, Spitalstraße 22.
SCHAENKE, Dr. Hans (1931)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
*SCHARRER, Dr. E. (1928)	Frankfurt a. M., Neurol. Inst., Gartenstr. 229.
SCHAUINSLAND, Prof. Dr. H. (1890)	Bremen, Humboldtstr.

*SCHELLENBERG, Prof. Dr. Adolf, Kustos (1921).	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.
SCHEURING, Prof. Dr. Ludwig, Biol. Versuchsanstalt für Fischerei (1921)	München 2 NO 6, Veterinärstraße 6.
SCHILDER, Dr. F. A. Ass. Biol. Reichsanstalt (1927).	Naumburg a. Saale.
SCHINDLER, Dr. Otto, Zool. Staatsamml.	München 2 M, Neuhauserstr. 51.
SCHLEIP, Prof. Dr. Waldemar (1906)	Würzburg, Zool. Inst., Röntgenring 10.
SCHLIEPER, Dr. Carl, Privatdoz. (1926)	Marburg a. Lahn, Zool. Inst.
SCHLOTTKE, Dr. Egon, Privatdoz. (1933)	Rostock i. Mecklbg., Zool. Inst., Blücherplatz.
SCHMEIL, Prof. Dr. O. (1906)	Heidelberg, Schloß-Wolfsbrunnenweg 29.
*SCHMIDT, Prof. Dr. W. J. (1909)	Gießen, Zool. Inst.
SCHNEIDER, Dr. K. M., Zool. Garten (1923)	Leipzig C 1, Pfaffendorfer Straße 29.
SCHNETTER, Dr. Martin (1936)	Erlangen, Zool. Inst.
*SCHRÖDER, Prof. Dr. Olaw (1906)	Kiel, Zool. Mus.
*SCHUBERG, Geh.-Rat Prof. Dr. A. (1890)	Stuttgart, Werastraße.
*SCHUBOTZ, Prof. Dr. H. (1913)	Südwestafrika.
*v. SCHUCKMANN, Reg.-Rat Dr. W., Reichsgesundheitsamt (1909)	Berlin-Dahlem, Unter den Eichen 82/84.
SCHULZE, Prof. Dr. P. (1913)	Rostock, Zool. Inst.
SCHWANGART, Prof. Dr. F. (1903)	Gräfelfing b. München, Villa Feuge, Wandlhamer Str. 25.
SCHWARZ, Dr. Eugen (1933)	Berlin W 35, Reichsfilmstelle, Potsdamer Str. 120.
SCHWARZ, Dr. Fritz, Studienass. (1933)	Passau, Leopoldstr. 7.
SEIDEL, Prof. Dr. Friedrich (1924)	Königsberg i. Pr., Zool. Inst.
SEIFERT, Dr. Rudolf (1934)	Greifswald, Zool. Inst.
SEILER, Prof. Dr. Jakob (1921)	Zürich, Anat.-physiol. Inst., Techn. Hochschule.
*SEITZ, Prof. Dr. A. (1891)	Darmstadt, Bismarckstr. 59.
*DE SELYS LONGCHAMPS, Dr. Marc (1911)	Brüssel, Avenue Jean Linden 61.
SICK, Cand. Herbert (1935)	Kiel, Zool. Inst., Hegewischstr.
SPEK, Prof. Dr. J. (1921)	Heidelberg, Zool. Inst.
SPIEGEL, Dr. Arnold (1926)	Jena, Zool. Inst.
SPREHN, Prof. Dr. med. Curt (1925)	Ankara, Landw. Hochschule (Türkei).
*SPULER, Prof. Dr. A. (1882)	Erlangen, Heuwaagstraße.
STADLER, Dr. med. H. (1922)	Lohr a. Main.
STAMMER, Dr. Hans Jürgen, Privatdoz. (1923)	Breslau 1, Zool. Inst., Sternstraße 21.
*STECHE, Prof. Dr. (1907)	Leipzig, König-Johann-Str. 16.
STECHOW, Prof. Dr. Eb. (1810)	München 2 M, Zool. Samml., Neuhauser Str. 51.

STEINBOCK, Prof. Dr. Otto (1932)	Innsbruck, Zool. Inst., Universitätsstr. 4.
*STEINER, Prof. Dr. G., Bureau Plant Industry U. S. Rep. Agric. (1919)	Washington, D. C.
STEINER, Dr. Gerolf (1933)	Karlsruhe, Kältetechn. Inst., Techn. Hochschule.
STEINIGER, Dr. F. (1934)	Greifswald, Inst. menschl. Vererbung.
STEINITZ, Dr. med. Walter (1927)	?
*STEINMANN, Prof. Dr. Paul (1908)	Aarau, Kantonschule (Schweiz).
*STEMPELL, Prof. Dr. W. (1899)	Münster i. W., Gertrudenstraße 31.
STETTER, Dr. H. (1928)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
*STEUER, Prof. Dr. Adolf (1906)	Rovigno d'Istria. Ist. Biol. marina.
STICHEL, Dr. W., Kustos, Reichszentr. Pelztierforschung (1928)	Berlin-Hermsdorf, Hillmannstr. 7 u. Leipzig, Zentralstr. 3.
STIEVE, Prof. Dr. Hermann, Anat. Anst. (1923)	Berlin NW 7, Luisenstr. 56.
*STILES, Prof. Dr. Charles Wardell (1894)	Washington, National Mus., Room 302.
*STITZ, Herm., Konrektor (1900)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.
STOLTE, Prof. Dr. Hans-Adam (1921)	Tübingen, Zool. Inst.
STORCH, Prof. Dr. Otto (1922)	Graz, Zool. Inst.
*ZUR STRASSEN, Geh.-Rat Prof. Dr. (1895)	Kronberg (Taunus) Bahnhofstraße 4.
STREBEL, Dr. Otto, Studienrat (1928)	Zweibrücken (Rheinpfalz), Wackenstr. 48.
*STRESEMANN, Prof. Dr. Erwin (1923)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.
*STRODTMANN, Dr. S., Studiendirektor (1897)	Wilhelmsburg a. d. Elbe.
*STROHL, Prof. Dr. Johannes (1909)	Zürich, Zool. Inst.
v. STUDNITZ, Dr. Gotthilf (1933)	Kiel, Niemannsweg 87.
*v. STUMMER-TRAUNFELS, Prof. Dr. Rud. (1926)	Graz, Zool. Inst.
SÜFFERT, Prof. Dr. Fritz (1923)	Berlin-Dahlem, Hittorfstr. 29.
SZIDAT, Prof. Dr. Lothar, Inst. Schädlingsforsch. (1923)	Königsberg i. Pr., Kl. Schloßteichstraße.
THIEL, Dr. Max-Egon (1924)	Hamburg 1, Zool. Inst. u. Mus., Steintorwall.
*THIENEMANN, Prof. Dr. Aug. (1912)	Plön, Hydrobiolog. Anst. der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft.
TITSCHACK, Prof. Dr. Erich (1921)	Hamburg 1, Zool. Inst. Mus., Steintorwall.
TOEDTMANN, Dr. W., Studienrat (1925)	Hamburg 26, Perthesweg 4.
TORNIER, Prof. Dr. G. (1905)	Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstr. 43.

TRAPPMANN, Dr. Walter, Biol. Reichsanstalt (1924).	Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19.
TROJAN, Prof. Dr. Emanuel (1921)	Prag II, Vininča 3, Zool. Inst. d. Univ.
v. UBISCH, Prof. Dr. Leopold (1921)	Bergen, Geofysiske Inst.
UCHIDA, Prof. Dr. Tohru (1930)	Sapporo, Zool Inst. Biol. Fak. Univ.
UDE, Studienrat Prof. Dr. H. (1911)	Hannover, Sallstr. 44 II r.
UHLMANN, Prof. Dr. E. (1922)	Jena, Phylet. Mus.
ULRICH, Dr. Hans (1936)	Zürich, Techn. Hochschule, Landw. anat.-physiol. Inst.
ULRICH, Dr. Werner, Privatdoz. (1923)	Berlin-Dahlem, Inst. Bienenkunde, Lentzeallee.
*VEJDOWSKY, Prof. Dr. F. (1900)	Prag, Zool. Inst. d. Böh. Univ.
*VERSLUYS, Prof. Dr. J. (1907)	Wien I, 2. Zool. Inst., Univ.
VITZTHUM, Dr. Graf Hermann (1924)	München, Linprunstr. 63.
VOELKELT, Reg.-Rat Dr. Hermann, Biol. Reichsanstalt (1924)	Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19.
VOGEL, Prof. Dr. Rich. (1914)	Stuttgart O, Württ. Naturaliensammlung, Archivstr. 3.
VOGT, Prof. Dr. Walter (1922)	München, Anat. Anst., Pettenkoferstr. 11.
*v. VOSS, Dr. H. E. (1911)	Mannheim-Waldhof, Sandhofer Straße 124.
*WACHS, Prof. Dr. Horst (1919)	Dresden-A. 21, Voglerstr. 75.
WAGLER, Prof. Dr. E., Zool. Staatssammlung (1921)	München 2 M, Neuhauser Str. 51.
WAGNER, Prof. Dr. K. (1911), Herder-Inst.	Riga, Elisabetes iela 29.
*WAHL, Hofrat Prof. Dr. Bruno, Bundesanstalt Pflanzenschutz (1900)	Wien II, Trunnerstr. 1.
WEBER, Prof. Dr. H. (1926)	Münster i. Westf., Zool. Inst.
*WEBER, Prof. Dr. Max (1890)	Eerbeek (Holland).
WEIGMANN, Dr. Rudolph (1924)	Göttingen, Physiol. Inst.
WEISS, Dr. Paul (1925)	New Haven (Conn.), Yale Univ. Osborn, Zool. Labor.
WEISSENBERG, Prof. Dr. Richard (1922)	Berlin-Wilmersdorf, Wittelsbacherstraße 11.
WERNER, Dr. Fritz, Ohrenklinik Charité (1924)	Berlin NW 7, Luisenstr. 11/12.
WESTPHAL, Dr. Albert (1934)	Hamburg 4, Tropeninstitut, Bernhard-Nocht-Str. 74.
WETZEL, Prof. Dr. Arno (1923)	Hohenstein-Ernstthal, Hans-Schemm-Schule.
WETZEL, Dr. Robert, Prosektor, Privatdoz. (1924)	Würzburg, Anat. Inst.
WETZEL, Prof. Dr. Rudolf (1932)	Berlin NW 7, Luisenstr. 56, Tierärztl. Fak. Inst. Parasitenk.

WEYER, Dr. Fritz (1931)	Hamburg 4, Tropeninstitut, Bernhard-Nocht-Str. 74.
WEYRAUCH, Dr. W. (1934)	Düren (Rhld.), Schenkelstr. 1a.
WILHELMINI, Prof. Dr. J., Dir. Landesanstalt Wasserhyg. Zool. Abt., Hon.-Prof. Techn.	
Hochsch. (1906)	Berlin-Dahlem, Wassermann- platz 1.
WOHLFAHRT, Dr. Theodor S. (1935)	München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstr. 14.
WOLF, Dr. Ernst (1925)	Cambridge(Mass.), Biol. Labor., Divinity Ave.
*WOLF, Dr. Eugen (1904)	Stuttgart, Haus Himmelsburg. Obere Birkenwaldstr. 85.
WOLFF, Dr. med. Bruno (1922)	Neuzelle.
WOLFF, Prof. Dr. Max (1910)	Eberswalde, Forstakademie, Moltkestr. 19.
*WOLTERECK, Prof. Dr. Richard (1897)	Ankara (Türkei), Zool. Inst., Landw. Hochschule.
*WOLTERSTORFF, Dr. W., Kustos am Mus. (1890)	Magdeburg, Domplatz 5.
WULFF, Prof. Dr. Alfred (1921)	Helgoland, Biol. Anst.
WUNDER, Prof. Dr. Wilhelm (1922)	Breslau 1, Zool. Inst., Stern- straße 21.
WURMBACH, Dr. Hermann, Privatdoz. (1929) . .	Bonn, Zool. Inst.
ZACHER, Dr. Friedrich, Reg.-Rat (1930)	Berlin-Steglitz, Schildhorn- straße 9.
ZANDER, Prof. Dr. E. (1914)	Erlangen, Anst. Bienenzucht.
ZANDT, Prof. Dr. Ferd. (1923)	Konstanz, Anst. f. Bodensee- forschung, Reichenaustr. 9.
*ZARNIK, Prof. Dr. Boris, Morphol. Biol. Inst. Salata (1909)	Agram (Zagreb), Jugoslavia.
*ZELINKA, Hofrat Prof. Dr. K. (1890)	Wien III, Siegelgasse 1.
ZIESKE, Dr. Robert (1936)	Dresden-N. 10, Tannenstr. 16.
*ZIMMER, Prof. Dr. Carl, Direktor des Zool. Mus. (1902)	Berlin N 4, Invalidenstr. 43.
ZUELZER, Fr. Dr. Margarete, Reg.-Rat (1921)	Berlin W 15, Lietzenburger Straße 40.

C. Außerordentliche Mitglieder.

Biologische Station (1926)	Linz a. See (Niederösterreich).
*I. G. Farbenindustrie (1922)	Frankfurt a. M. 20, Grüne- burgplatz.
*FISCHER, Dr. G., Verlagsbuchhändler (1922) . .	Jena.
HAIM, Emil, Akad. Verlagsbuchh. (1927) . . .	Wien I, Maria-Theresia-Str. 10.
Inst. Entw.-mech. Vererb. (1928)	Breslau 16, Auenstr. 4.
JACOBY, Kurt, Akad. Verlagsges. m. b. H. (1924)	Leipzig, Sternwartenstr. 8.
JUNK, Dr. W., Verlagsbuchhändler (1913) . . .	Den Haag, Scheveningsche Weg 74.

Royal Institute of Science (1934)	Bombay.
SCHWEIZERBARTSche Verlagsbuchhandlung (1904)	Stuttgart, Johannesstr. 3a.
Staats- und Universitätsbibliothek (1923) . . .	Hamburg.
THOST, Dr. Robert, Verlagsbuchhändler (Gebr. Borngräger) (1921)	Berlin-Nikolassee, An der Rehwiese 14.
Universitätsbibliothek (1913)	Göttingen.
Zoologisches Institut (1925)	Halle a. Saale, Domplatz 4.
Zoologisches Institut (1934)	München 2 NW, Luisenstr. 14.
Zoologisches Institut (1929)	Münster i. Westf.
Zoologisches Institut (1932)	Würzburg, Röntgenring 10.

Postscheckkonto:

Deutsche Zoologische Gesellschaft Berlin 108191.

46. Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Anwesende	5
2. Tagesordnung	7
3. Ansprachen: Prof. Dr. W. J. SCHMIDT; Geh. Rat Prof. Dr. SPEMANN	9
4. Geschäftliches	14
a) Bericht des Schriftführers	14
b) Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes	19
c) Prof. Dr. A. KÜHN, Abänderung der Sonderdruckbestimmungen . .	19
d) Prof. Dr. C. APSTEIN, Bericht über »Tierreich«	20
e) Prof. Dr. C. APSTEIN, Bericht über »Zoologischer Bericht«. Wahl des Ausschusses	20

Referate, Vorträge und Vorweisungen

(alphabetisch nach Autoren).

21. AHNENS, W., Das dynamische Verhalten der Chromatinschleifen im Stadium des Buketts und das Reduktionsproblem	172-173
22. ANKEL, W. E., Die Fraßspuren von <i>Helcion</i> und <i>Littorina</i> und die Funktion der Radula (8 Abb.)	174-182
39. APSTEIN, C., Nochmals die Orthographie in Zoologischen Veröffentlichungen	287-290
13. AUTRUM, H.-J., Eine Theorie der Schallwahrnehmung für Luftarthropoden (2 Abb.)	125-134
15. BEUTLER, R., Über den Blutzucker der Bienen	140-146
43. BOETTGER, C. R., Die europäischen Süßwasserschnecken der Gattung <i>Viviparus</i> und ihre erdgeschichtliche Bedeutung (Titel) . .	343
11. BREIDER, H., Genmanifestation und genotypisches Milieu (4 Abb.)	112-118
17. DIEBSCHLAG, E., Ganzheitliches Verhalten bei einigen See- und Schlangensternen	150-157
20. ELSTER, H.-J., Über die Rolle der Eisekrete bei der Befruchtung der Echinoideen	168-172
32. FISCHER, W., Neue Versuche zur Feststellung des Anwendens erlernter Verhaltensformen bei Affen (4 Abb.)	261-265
40. FRANZ, G., Über die reflektorische Regulierung des Gasgehaltes in der Schwimmblase der Fische	290-291
35. GERSCH, M., Untersuchungen über vitale Kern- und Plasmafärbungen bei <i>Paramecium</i>	268-274

	Seite
10. GOTTSCHEWSKI, G., Quantitative und qualitative Unterschiede innerhalb einer Allelenreihe bei <i>Drosophila melanogaster</i> (3 Abb.)	104-112
38. GOTTSCHEWSKI, G., Demonstration: Speicheldrüsenpräparate	286-287
9. HADORN, E., Übertragung von Artmerkmalen durch das entkernte Eiplasma beim merogonischen <i>Triton</i> -Bastard, <i>palmatus</i> -Plasma \times <i>cristatus</i> -Kern (4 Abb.)	97-104
12. HEBERDEY, R. F., Neue Untersuchungen über den Farbensinn niedriger Krebse (2 Abb.)	118-125
26. HERRE, W., Untersuchungen an Hirnen von Wild- und Haus-schweinen (3 Abb.)	200-211
42. JUST, G., Weitere Untersuchungen zur Phylogenese spezialisierter Anpassungen	336-343
31. KOCH, A., Bau und Entwicklungsgeschichte der Mycetome von <i>Lyctus linearis</i> Goeze (7 Abb.)	252-261
27. KOEHLER, O. und WACHHOLTZ, R., Weitere Versuche an der Taube „Nichtweiß“ zur Frage des Zählvermögens (Film) (10 Abb.)	211-236
36. KOSSWIG, C. und KOSSWIG, LEONORE, Augenrückbildung und -Mißbildung bei <i>Asellus aquaticus caverniculus</i> (6 Abb.)	274-281
24. KUHL, W. und FRIEDRICH-FREKSA, H., Richtungskörperbildung und Furchung des Eies, sowie das Verhalten des Trophoblasten der weißen Maus (Film) (14 Abb.)	187-195
5. LUDWIG, W., Bestimmung und Vererbung der Asymmetriiform (Rechts-Links-Problem) Referat (17 Abb.)	21- 73
6. LUTHER, W., Potenzprüfungen an isolierten Teilstücken der Förellenkeimscheibe (1 Abb.)	73- 82
43. MANGOLD, O., Die Rolle der Ektoderms in der Entwicklung der Larven von <i>Triton</i> (Titel)	343
23. MATTES, O., Zur Frage der Wirtsauffindung der Parasiten auf Grund experimenteller Untersuchungen an Leberegelmiracidien	183-186
30. RIES, E., Zelldifferenzierungen und vitale Färbung	245-252
8. ROTMANN, E. und MACDOUGALD, T. J., Die Struktur normaler und heteroplastisch transplantiert Epidermis von <i>Triton taeniatus</i> (und <i>palmatus</i>) und <i>cristatus</i> nach der Metamorphose (5 Abb.)	88- 96
33. v. SAALFELD, E., Untersuchungen über das Hacheln bei Tauben (1 Abb.)	265-267
28. SCHARRER, E., Über »vegetative« Kerne im Gehirn und Rückenmark der Fische (7 Abb.)	236-240
34. SCHMIDT, W. J., Doppelbrechung von Chromosomen und Kernspindel in der lebenden sich teilenden Zelle	268
7. SCHNETTER, M., Die Entwicklung von Zwerglarven in geschnürten Bieneneiern (4 Abb.)	82- 88
41. SEIDEL, F., Entwicklungsphysiologie des Insekten-Keims. Referat (24 Abb.)	291-336
16. SEILER, J., Neue Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer Schmetterlinge mit MÄNNCHEN zweigeschlechtlicher Rassen	147-150

Inhaltsverzeichnis.	367
Seite	
19. ULRICH, H., Über die Reaktionsnorm der Fortpflanzungsweise von paedogenetischen Cecidomyidenlarven (1 Abb.)	163-168
37. WEIGMANN, R. und HAMPEL, A., Demonstration einer Apparatur zum fortlaufenden Registrieren sehr kleiner Sekretionsmengen (5 Abb.)	281-286
25. WETZEL, R., Neuere Ergebnisse über die Entwicklung von Hühnerbandwürmern (2 Abb.)	195-200
18. WEYER, F., Regenerationsvorgänge am Mitteldarm der Insekten (1 Abb.)	157-163
14. WOHLFAHRT, TH., Ein neuer Versuch über das Tonunterscheidungsvermögen der Fische	135-140
29. WUNDER, W., Unzweckmäßige und zweckmäßige Verheilung schwerer Verletzungen beim Karpfen	240-245
44. Satzungen	344-347
45. Vorstand, Mitgliederverzeichnis und Postschecknummer	348-363
46. Inhalt	365-367

Zoologische Werke

der

Akademischen Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig

Kurze Anweisungen für zoologische systematische Studien. Von BERNH. RENSCH. 1934. IV, 116 Seiten. Mit 22 Abb. Preis kart. RM. 6,20

Zoologische Systematik u. Artbildungsproblem. Von BERNH. RENSCH. 1933. IV, 65 Seiten. Mit 5 Abb. u. 5 Tabellen. (Sonderabdruck aus „Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft“)

Preis kart. RM. 3,80

Genetik und Evolutionsproblem. Von V. JOLLOS. 1931. 44 Seiten. Mit 13 Abb. u. 6 Tabellen. (Sonderabdruck aus „Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft“) Preis RM. 3,—

Die Determination der Primitiventwicklung. Eine zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse über das Determinationsgeschehen in den ersten Entwicklungsstadien der Tiere. Von W. SCHLEIP. 1929. XII, 914 S. Mit 480 Abb. Preis RM. 73,80; Lw. RM. 76,50

Mikroskopische Technik. (Taschenbuch der biologischen Untersuchungsmethoden, Bd. I.) Von H. GRAUPNER. 1934. VIII, 157 Seiten. Mit 31 Abb. Preis RM. 5,20; kart. RM. 5,80

Tiergeographie des Meeres. Von SVEN EKMAN. 1935. XII, 542 Seiten. Mit 244 Abb. Preis RM. 30,—; hw. RM. 32,—

Das Rentier. Eine zoologische Monographie der Gattung Rangifer. Von A. JACOBI. 1931. VIII, 264 Seiten. Mit 32 Abb. und 6 Tafeln (Ergänzungs-Band zu Zoolog. Anzeiger Band 96) Preis RM. 22,—

Die chinesische Wollhandkrabbe in Deutschland. Von N. PETERS u. A. PANNING. 1933. VIII, 180 Seiten. Mit 143 Abb. und 14 Tabellen. (Ergänzungs-Band zu Zoolog. Anzeiger Band 104) ... Preis RM. 11,60

Die Fische der Nord- und Ostsee. Von G. DUNCKER, E. EHRENBAUM, H. M. KYLE, E. W. MOHR und W. SCHNAKENBECK. XVIII, 622 Seiten. Mit 377 Abb. und 1 Tafel. (Teildruck aus „Die Tierwelt der Nord- und Ostsee“.) Preis RM. 42,—; Lw. RM. 45,—

Bau und Bildung der Perlen. Von F. HAAS. 1931. VI, 116 Seiten. Mit 39 Abbildungen Preis kart. RM. 7,50

Die Diplopoden Deutschlands zusammenfassend bearbeitet, zugleich eine allgemeine Einführung in die Kenntnis der Diplopoden-Systematik, der Organisation, Entwicklung, Biologie, Geographie. Von K. W. VERHOEFF. 1914. XIV, 640 Seiten. Mit 46 Abb. und 25 Tafeln

Preis RM. 18,—

Wie füttere ich gefangene Tiere? Von INGO KRUMBIEGEL. 1933. X, 93 Seiten Preis kart. RM. 3,60

H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs

SECHSTER BAND: Wirbeltiere

Abteilung I: Pisces (Fische)

1. Buch: Einleitendes, Leptocephalii und Cyclostomi. Von E. LÖNNBERG, G. FAVARO, B. MOZEJKO und M. RAUTHER. 1924. VI, 710 S. Mit 32 Tafeln und 124 Abbildungen (Lieferung 1—39) Preis RM. 84,90
2. Buch: Echte Fische.
 - Teil 1: *Anatomie, Physiologie und Embryologie*. Lieferung 1—4 (Integument, Skelett, Körperform und Bewegung, Muskulatur) von M. RAUTHER, Stuttgart. 1927 bis 1934. S. 1—628. Mit 551 Abbildungen Preis RM. 77,— Lieferung 5 (Elektrische Organe, Atmungs- und Verdauungsorgane) wird Anfang 1937 erscheinen.
 - Teil 2: *Anatomie usw.* (Fortsetzung). Lieferung 1: Nervensystem und Sinnesorgane. Bearbeitet von E. SCHARRER, Frankfurt a. M. Wird 1937 erscheinen. — Die Abschnitte Blut- und Lymphgefäßsystem, Leibeshöhle, Nieren- und Nebennieren, Genitalsystem und Entwicklungsgeschichte werden sich anschließen.
 - Teil 3: *Systematik, Ökologie, Geographische Verbreitung und Stammesgeschichte*. Bearbeitet von E. AHL, Berlin. Wird 1937 zu erscheinen beginnen.

Abteilung II: Amphibien*

Von C. K. HOFFMANN, Leiden. 1873—1878. 726 S. Mit 53 Tafeln und 13 Abbildungen (Lieferung 1—23). Nicht einzeln lieferbar.

Abteilung III: Reptilien*

Von C. K. HOFFMANN, Leiden. 1890. 2089 S. Mit 170 Tafeln. (Lieferung 1—69) Preis RM. 175,50

- I. Schildkröten. 1890. 442 S. Mit 48 Tafeln und 1 Abbildung.
- II. Eidechsen und Wasserechsen. 1890. S. 443—1400. Mit 59 Tafeln und 10 Abb.
- III. Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 1890. S. 1401—2089. Mit 45 Tafeln und 11 Abbildungen.

Abteilung IV: Vögel*

- I. Anatomischer Teil*. Von H. GADOW, Cambridge, und E. SELENKA, Erlangen. 1891. IV, 1008 S. Mit 59 Tafeln Preis RM. 108,—
- II. Systematischer Teil*. Von H. GADOW, Cambridge. 1893. VIII, 304 S. Preis RM. 27,—

Abteilung V: Säugetiere (Mammalia)

1. Buch: *(wurde früher als Band 1 bezeichnet): *Osteologie — Muskulatur — Integument — Verdauungsorgane — Atmungsorgane — Schilddrüse, Thymus und sog. Winterschlafdrüse*. Von C. G. GIEBEL und W. LECHE. 1874—1900. IV, 1170 S. Mit 121 Tafeln und 173 Abbildungen (Lieferung 1—60). Preis RM. 108,—
2. Buch: (wurde früher als Band 2 bezeichnet): *Gefäß- und Urogenitalsystem*.
 - Teil 1: *Das Gefäßsystem*. Von W. LECHE, Stockholm und E. GÖPPERT, Heidelberg (Lieferung 61—75). 1902—1906. S. 1171—1330. Mit 13 Tafeln Preis RM. 18,—
 - Teil 2: *Das Herz*.
 - Teil 3: *Die Arterien*.
 - Teil 4: *Die Venen*.
- Teil 5: *Das Urogenitalsystem*. Von U. GERHARDT, Breslau. Lieferung 1—4. 1914. 48 S. Mit 3 Tafeln Preis RM. 8,— (Fortsetzung bearbeitet L. FREUND, Prag.)
3. Buch: *Nervensystem und Sinnesorgane*.
 - Teil 1: *Das Zentralnervensystem*. Von E. SCHARRER, Frankfurt a. M. Lieferung 1 erschien soeben. Lieferung 2 unter der Presse.

* Diese Bände bzw. Teile sind abgeschlossen und können gebunden werden.